NAP
4956

HARVARD UNIVERSITY.

LIBRARY

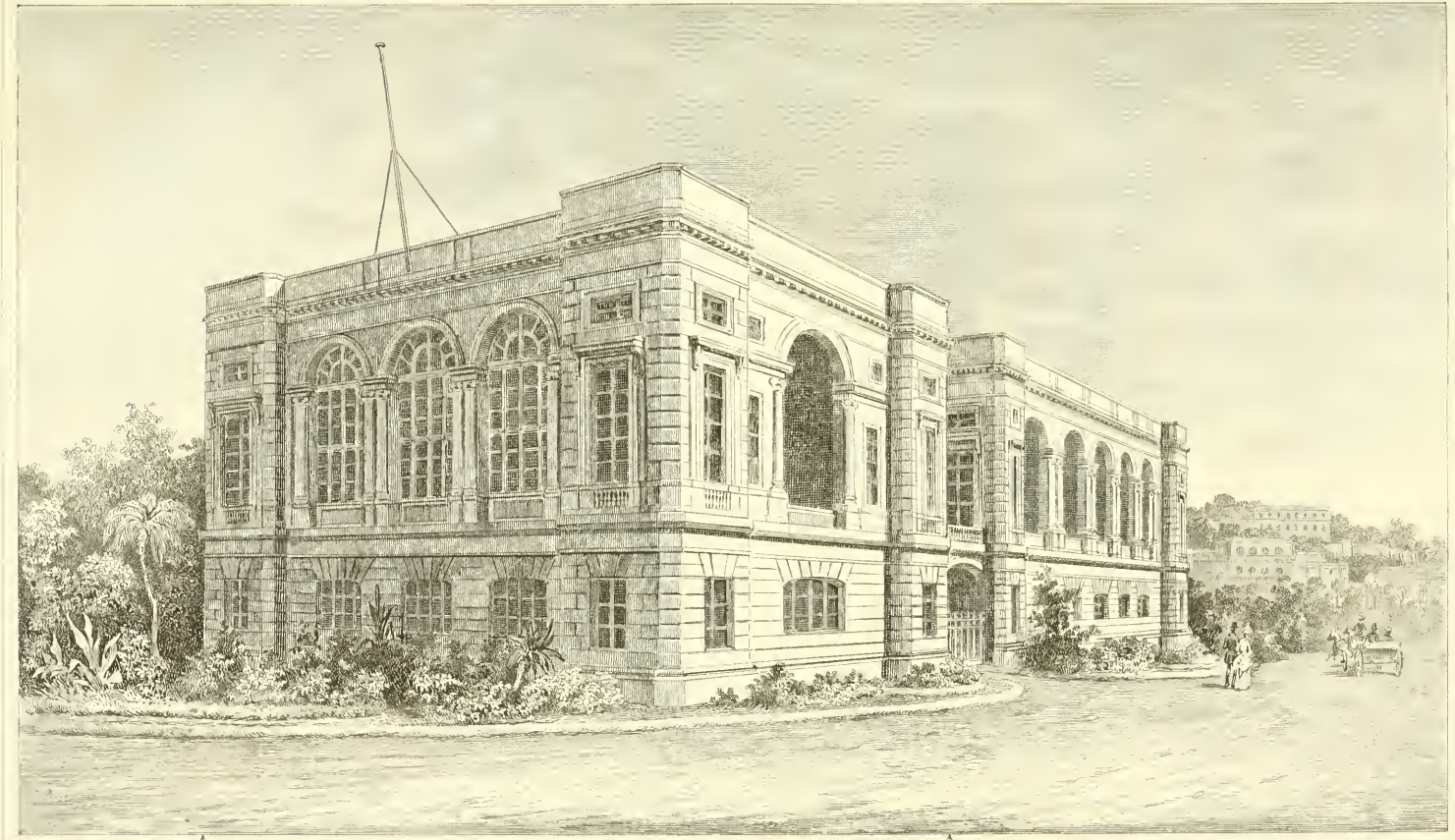
OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY

7098

Exchange

May 13, 1885 — July 19, 1886.



Der projectirte Neubau

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

DIE ZOOLOGISCHE STATION IN NEAPEL.

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

SECHSTER BAND.

MIT 32 TAFELN, 1 BAUSKIZZE UND 1 ZINKOGRAPHIE.

BERLIN,
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1886.

Inhalt des sechsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 28. März 1885.

Seite

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Von A. Dohrn. (Mit Taf. 1—8.)

VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kiefer-Apparates der Selachier 1

VIII. Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und Tunicaten . . 49

Bericht über die Zoologische Station während der Jahre 1882—1884. Von A. Dohrn. (Mit 1 Abbildung.) 93

Zweites Heft.

Ausgegeben den 25. August 1885.

Contribuzioni all' Ittiologia. Pel C. Emery. (Con le tav. 9 e 10 ed una Zincogr.) 149

Über vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Von J. F. van Bemmelen. (Mit Taf. 11 u. 12.) 165

Zur näheren Kenntnis der Tintinnoden. Von G. Entz. (Mit Taf. 13 u. 14.) 185

Die unpaaren Flossen der Selachier. Von P. Mayer. (Mit Taf. 15—19.) . 217

Über die chemische Beschaffenheit der sog. Hornfäden bei Mustelus und über die Zusammensetzung der keratinösen Hüllen um die Eier von Scyllium stellare. Von C. Fr. W. Krukenberg. 286

Drittes Heft.

Ausgegeben den 12. December 1885.

Recherches sur le Système vasculaire des Annelides. Von M. Jaquet. (Avec les Planches 20—22.) 297

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Von A. Dohrn. (Mit Taf. 23 u. 24.)

IX. Die unpaare Flosse in ihrer Bedeutung für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der Tunicaten und des Amphioxus, und die Reste der Beckenflosse bei Petromyzon 399

X. Zur Phylogenese des Wirbelthierauges. 432

Viertes Heft.

Ausgegeben den 16. Juni 1886.

Seite

Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Infusorien-Fauna des Golfes von Neapel. Von E. v. Daday. (Mit Taf. 25.) 481

Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. Von W. J. Vigelius. (Mit Taf. 26 u. 27.) 499

Eyes of Molluscs and Arthropods. By W. Patten. (With Plate 28—32.) . 542

1898
May 17, 88

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

SECHSTER BAND.

I. HEFT.

MIT 8 TAFELN UND 1 ABBILDUNG.

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1885.

Ausgegeben den 28. März 1885.

Inhalt.

Seite

Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. (Mit Taf. 1—8.)
VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kiefer-Apparates der Selachier 1
VIII. Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und Tunicaten 49
—— Bericht über die Zoologische Station während der Jahre 1882—1884. (Mit 1 Abbildung) 93

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge.

Verlag von **R. Friedländer & Sohn** i

Wir besitzen noch einige Exemplare von

G. Cuvier et Laurillard.

Anatomie Comparée. Recueil de planches de Myologie avec explication; publiées par Laurillard. Paris 1850—56. Complet en 336 planches gr. in-fol. Publié aux frais du Ministère de l'Instruction publique.

Testament de **G. Cuvier:** »Je lègue à Mons. **Laurillard** tous mes dessins d'Anatomie soit ceux qu'il a faits, soit ceux que j'ai faits moi même, à la charge d'en provoquer la prompte publication«.

L'ouvrage renferme les myologies des Mammifères suivants, en grande partie d'après les préparations de M. Ducrotay de Blainville.

L'homme Nègre Pl. 1—12, *Enfant de race blanche* Pl. 13—14, Simia Satyrus Pl. 15—19, Simia Saboca Pl. 20—24, Simia Inuus Pl. 25—37, Simia Sphinx Pl. 38—54, Ateles Caite Pl. 55—60, Simia paniscus Pl. 61—62, Simia apella Pl. 63—64, Simia Jachus Pl. 65—66, Lemur gracilis Pl. 67, Lemur Macaco Pl. 68—70, Lemur Catta Pl. 71, Pteropus edulis Pl. 72—73, Erinaceus Europaeus Pl. 74—76, Erinaceus Ecaudatus Pl. 77—79, Talpa Europ. Pl. 80, Ursus Americanus Pl. 81—93, Viverra Nasua Pl. 94—99, Ursus Meles Pl. 100—103, Mustela foina Pl. 104—107, Mustela lutra Pl. 108—111, Canis familiaris Pl. 112—123, Genetta Viverra Pl. 124—128, Canis Hyaena Pl. 129—142, Felis Leo femina Pl. 143—155, Felis Leo pardus Pl. 156—168, Phoca vitulina Pl. 169—173, Didelphus cancrivorus Pl. 174—176, Didelphus marsupialis Pl. 174—176, Phalangista cavifrons Pl. 177—179, Macropus minor Pl. 180—182, Macropus major Pl. 183—203, Sciurus vulgaris Pl. 204—206, Sciurus volans Pl. 204—206, Arctomys alpina Pl. 206—211, Mus Decumanus Pl. 212—213, Mus Capensis Pl. 214—216, Castor fiber Pl. 217—226, Hystrix cristinata Pl. 227—231, Lepus cuniculus Pl. 233—236, Mus porcellus Pl. 237—238, Hydrochoerus Capibara Pl. 240—242, Cavia Aguti Pl. 243—248, Cavia Paca Pl. 249—251, Bradypus tridactylus Pl. 252—253, Myrmecophaga Capensis Pl. 254—256, Myrmecophaga Didact. Pl. 257—258, Dasypus sexcinctus Pl. 259—260, Myrmecophaga Tamandua Pl. 261—263, Ornithorhynchus paradoxus Pl. 264—269, Elephas Africanus Pl. 270—295, Hippopotamus Pl. 296—302, Dicotylus Torquatus Pl. 303—308, Sus Scropha Pl. 311—319, Tapir Americanus Pl. 320—323, Equus Asinus Pl. 326—335, Cheval nouveau-né Pl. 336—340.

(Ladenpreis 336 ℳ.) **Ermäfsigt auf ℳ 180.** (£ 9 — Frcs. 225.)

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 1—8.

VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kiefer-Apparates der Selachier.

Cuvier, Rathke, Johannes Müller, Owen, Huxley und Gegenbaur sind die Forscher, auf deren umfassenden, vergleichend-anatomischen Untersuchungen die heutige Vorstellung ruht, dass der Zungenbeinbogen eben so wie der Kieferbogen je einem Visceralbogen entsprächen, dass das obere Stück des ersteren, das jetzt sog. Hyomandibulare aus dem Verbande des Zungenbeinbogens praktisch ausgeschieden und in den des Kieferbogens übergegangen sei, und dass alle Um- und Ausgestaltungen des Mundskelettes der Selachier, Holocephalen, Ganoiden, Teleostier und Amphibien, — weiterhin natürlich auch der drei höheren Wirbelthierclassen — auf dies Schema sich reduciren ließen.

Freilich weichen diese Forscher in der Deutung der Einzelheiten oft weit von einander ab, ja in ihren eigenen, auf einander folgenden Werken verändern sie häufig ihre Vorstellungsweise; und da auch die letzten, auf embryologischen Thatsachen beruhenden Beurtheilungen Parker's und Balfour's nichts weniger als harmonisch ausgefallen sind, und da fast jeder Autor seine eigene Terminologie erfunden hat, so giebt es kaum ein zweites Gebiet in der Morphologie des Wirbelthierskelettes, welches so unzugänglich geworden ist für Denjenigen, der sich ein Bild der Thatsachen und ihrer Verhältnisse verschaffen und die geltenden Doctrinen unabhängig von irgend einer der oben genannten Autoritäten an den Thatsachen selbst prüfen will.

Dieser Stand der Dinge macht es mir zur Pflicht, eine der geläufigsten Darstellungen des Baues des Kiefer-Zungenbein-Apparates der nachfolgenden Untersuchung zu Grunde zu legen, die darin beobachtete Terminologie zu adoptiren und daran die festen Anhaltspunkte zu finden, deren es bedarf, soll die nachfolgende Darstellung vollkommen begriffen werden, sowohl in den Punkten, in denen sie die geltenden Doctrinen bestätigt, als auch in denen, wo sie ihnen entgegenzutreten gezwungen ist.

Ich gebe in den folgenden Zeilen eine kurze Analyse der Gegenbaur'schen Darstellung, wie sie in dieses Forschers eingehendstem Werke, dem schon oft citirten Buch »Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskelettes der Wirbelthiere« enthalten ist, und füge die Modificationen bei, welche derselbe Forscher nachträglich einzuführen für gut befunden hat.

Nach Gegenbaur bildet das Visceralskelett ein System von knorpligen Bogen, die ventral unter einander vereinigt sind und verschiedenartige Differenzirungen in Anpassung an mannigfaltige Verrichtungen erkennen lassen. Drei vordere Bogen schließen sich der Begrenzung der Mundöffnung an, an der einer, der dritte, jederseits in zwei Abschnitte gegliedert, das Übergewicht gewinnt und den Kieferbogen darstellt. Die Ausbildung dieses Bogens lässt die Rückbildung der beiden vor ihm liegenden Bogen erklären, die sich in den Mundwinkeln als Rudimente erhalten und als Lippenknorpel bezeichnet werden. Die hinter dem Kieferbogen folgenden bestehen mehr gleichmäßig als Kiemenbogen fort, doch zeigt sich der erste von ihnen, der Zungenbeinbogen, durch nur theilweise Beziehungen zu Kiemen in Modificationen begriffen, so wie auch der hinterste Kiemenbogen mancherlei Rückbildungen erfahren hat.

Dieser ganze Apparat wird als ein System homodynamer ventraler Bogen betrachtet, welches trotz seiner vielfachen Lagenveränderung ursprünglich zum Cranium gehört und eben so viele Metameren darstellt, als Bogen vorhanden sind.

Es wird ferner von den Visceralbogen, resp. ihrem knorpligen Haupttheil, den inneren Kiemenbogen, angenommen, sie seien, wenn auch nicht vollständig homodynam, so doch homolog(?) mit den unteren Bogen der Wirbelsäule, also mit den Rippen; und wenn auch die Lage dieser letzteren mancherlei Verschiedenes böte, sie auch am Rumpf nicht ventralwärts in Verbindung ständen, so gehe doch aus den Verhältnissen am Schwanz hervor, dass sie ursprünglich in ventraler Verbindung bestanden hätten. Und da die Sonderung der

Rippen von der Wirbelsäule als secundärer Vorgang betrachtet und angenommen wird sie seien ursprünglich Auswüchse der zugehörigen Wirbelkörper, so wird geschlossen, auch die Visceralbogen ständen in gleichen Beziehungen zum Cranium, seien also ursprünglich den im Cranium angenommenen primitiven Wirbelabschnitten entsprossen, erst nachträglich davon abgegliedert.

Im Einzelnen haben sich dann die Visceralbogen bedeutend differenzirt. Mit Ausnahme der vordersten, der Lippenknorpel, besitzen alle Beziehungen zu theils mehr, theils minder erhaltenen Kiemen. Von den kiementragenden Visceralbogen sind die beiden vorderen am meisten different geworden, und von diesen wieder der erste, der Kieferbogen, in eminenter Weise. Weniger aus der Gestaltung seiner Theile, als aus den ihm zugehörigen Resten von Kiemenstrahlen und der Anlagerung einer auch functionell rückgebildeten Kieme — Pseudobranchie des Spritzloches — kann die ursprünglich branchiale Bedeutung des Bogens erschlossen werden. Wenn aber der Kieferbogen aus einem Kiemenbogen entstand, so müssen die ihn in seiner zweiten Function auszeichnenden, mit dieser erworbenen Eigenschaften secundärer Art sein. Die Kieferstücke werden Differenzirungen von Gliedern eines den anderen Bogen primitiv gleichartigen Bogens sein. Dieser Zustand der Indifferenz ist mit einer Anfügung des Bogens an das Cranium verbunden gewesen, da bei den Notidaniden eine solche Verbindung besteht. Mit der Ablösung vom Cranium bildete sich eine neue Articulation aus, die, am Gaumenfortsatz des Palato-Quadratum gelegen, sich als später gebildet documentirt, da der Gaumenfortsatz selbst eine Differenzirung des Oberkieferstückes ist.

Mindere Verschiedenheiten von den Kiemenbogen bieten die niedersten bekannten Zustände des Zungenbeinbogens, der gleichfalls seine Verbindung mit dem Cranium beibehält. Durch die Ausdehnung der Stücke des Kieferbogens nach hinten wird der Zungenbeinbogen ihnen angelagert, und daraus entwickeln sich engere Beziehungen beider Bogen zu einander, so wie Sonderungen des Zungenbeinbogens. Das obere Gliedstück desselben verbindet sich enger mit dem Unterkiefer, woraus allmählich ein Gelenk entsteht. Der vom Cranium abgelöste Kieferbogen wird so mittels des oberen Gliedes des Hyoidbogens am Cranium befestigt. Jenes Glied wird zum Kieferstiel, — Hyomandibulare. Das untere Hyoidstück mit der Copula wird damit vom oberen gesondert, es verbindet sich bei den Rochen mit dem hinteren Rande

des Hyomandibulare (z. B. *Torpedo*), oder löst sich von demselben und tritt in die Reihe der Kiemenbogen. Aus den zwei Gliedern des Hyoidbogens entstehen also bei den Rochen zwei ganz differente Skelettgebilde. Eine Arbeitstheilung äußert sich am Zungenbeinbogen, der die Kiefer trug und zugleich eine Kieme stützte, sie überlässt erstere Leistung ausschließlich dem oberen Glied (Hyomandibulare), die andere Leistung ausschließlich dem unteren, beide zu Umgestaltungen führend.

Die Gliederung der eigentlichen Kiemenbogen ist eine reichere, da oberes und unteres Glied je ein neues Stück von sich gesondert haben. An die Stelle der zwei Glieder von Kiefer- und Hyoidbogen treten vier Glieder an jedem Bogen auf. Nur der letzte besitzt eine geringere Zahl. Das einzige ventrale Glied empfängt bei vielen Haien Verbindungen mit dem Herzbeutel und erreicht mit seinem hinteren Ende den Schultergürtel.

Unpaare Verbindungsstücke (Copulae) kommen nur dem Hyoidbogen und den Kiemenbogen zu. Das erstere ist bei den Haien constant, erscheint bei den Rochen schwächer oder verschwindet gänzlich (*Torpedo*). Von den Copulae der Kiemenbogen gewinnt die hinterste allmählich die Gestalt einer breiten Platte, die vorderen erleiden bei den Haien bedeutende Reductionen, sind bei manchen gänzlich geschwunden, so dass die letzte Copula die Copularglieder der meisten Kiemenbogen aufnimmt und außerdem das ventrale Glied des letzten Bogens trägt.

Die kiementragenden Visceralbogen sind durch den Besitz von knorpligen Strahlen ausgezeichnet. Sie finden sich rudimentär als Spritzlochknorpel am Kieferbogen, in Beziehung zum oberen Stück, dem Palato-Quadratum. Dass auch auf das untere Stück dieses Bogens die Kieme sich fortsetzte, lehren Radienrudimente, die, wenn auch selten, dem hinteren Rande des Unterkiefers angefügt sind. Die Radien der Spritzlochkieme bestehen bei einigen Haien in mehrfacher Anzahl, bei den meisten ist nur einer vorhanden, der dann in eine breite Platte umgewandelt ist. Dieselbe gewinnt bei den Rochen an Ausdehnung. Die Beziehungen zum Palato-Quadratum treten in den Hintergrund, und der Spritzlochknorpel kann sogar mit dem Hyomandibulare sich verbinden.

Die Radien des Zungenbeinbogens sind bei den Haien differenzirter als die der Kiemenbogen und bilden häufig Platten. Bei den Rochen sind die Radien am Hyomandibulare des Hyoidbogens geschwunden, da das untere Bogenstück an dem sonst radientragenden Rande emporgerückt ist.

Dies ist das »Ergebnis der vergleichenden Untersuchung des Visceralskelettes«, wie es GEGENBAUR darstellt, und wie ich es zum bei Weitem größten Theile mit den eigenen Worten des Autors hier wiederholt habe. —

Ich gehe nun dazu über, die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen mitzutheilen, wie sie an den Embryonen von *Pristiurus*, *Scyllium*, *Mustelus*, *Centrina*, *Torpedo* und *Raja* gewonnen wurden.

Von vorn herein macht sich im Zungenbeinbogen ein Unterschied gegenüber den folgenden eigentlichen Kiemenbogen bemerkbar: er ist umfangreicher als jene. Dies ist ziemlich auffallend, da im Allgemeinen das Zungenbein nicht stärker ist, als die inneren Kiemenbogen der folgenden Visceralbogen. Ferner wird ein bedeutender Unterschied in seiner anfänglichen Anlage und späteren Ausbildung dadurch hervorgerufen, dass die vor ihm liegende Kiemenspalte, das Spritzloch, in ihrer Ausdehnung beschränkt ist, und nur im Embryo einen entodermalen ventralen Abschnitt aufweist. Beide Umstände und andere, die wir später kennen und begreifen lernen werden, bringen von vorn herein Unterschiede gegenüber den eigentlichen Kiemenbogen, deren Entwicklung bereits früher dargestellt ward, hervor.

1. Entstehung und Differenzirung der Gefäfse des Hyoidbogens.

Aus der vordersten Theilung des gemeinsamen Conus arteriosus, dicht vor dem Ursprung der Arterie des ersten wahren Kiemenbogens, entspringt auch die Arterie des Zungenbeinbogens (Taf. 1 Fig. 1*a*, Taf. 4 Fig. 8). In der Theilungsstelle, etwas oberhalb derselben, liegt das Ende der unpaaren Schilddrüsenanlage, und neben dieser aus der vorderen Wand des Hyoidarterienbogens entspringt jederseits ein viel kleineres Gefäß, die Schilddrüsenarterie (*Art. thyr. mand.* Taf. 1 Fig. 1, Taf. 2 Fig. 3, 3*a* etc.). Beide werde ich neben einander beschreiben.

Der Verlauf der Hyoidarterie bietet wenig Bemerkenswerthes dar, worin er sich von dem der Kiemenbogenarterien unterschiede. Sie geht wie diese näher dem Hinterrande des Bogens auf seiner ventralen Partie, biegt dann auf der Höhe oder noch etwas unterhalb des Kieferwinkels nach oben um, verliert allmählich an Volum und verläuft auf der Höhe der Jugularvenen im Gewebe des von ihr versorgten Visceralbogens.

Von den Arterien der Kiemenbogen abweichend versorgt sie nur eine Reihe Kiemenblättchen mit Zweigen, die hintere, diese aber bis zu

derselben Höhe hinauf, wie es die Kiemenbogenarterien thun, — findet sich doch auch in dem oberen Winkel des Hyoidbogens und ersten Kiemenbogens an der Commissur der Epithelialwandung der Kiemenspalte eine beträchtliche Epithelwucherung der Thymus, — nach meiner früher motivirten Meinung eine Andeutung, dass hier Kiemenblättchen gebildet werden sollten.

Der Einseitigkeit der Arterie entspricht auch die Einseitigkeit der Vene. Der Hyoidbogen besitzt nur eine eigentliche Kiemenvene, die hintere, welche das Blut sammelt, das in den Kiemenblättchen der hinteren Seite arteriell geworden ist. Dieselbe liegt, wie in den anderen Kiemenbogen, hinter der Arterie, näher dem Hinterrande des Bogens zu. Sie verläuft dort in durchaus normaler Weise, unterscheidet sich aber dadurch von den hinteren Venen der anderen Kiemenbogen, dass sie nach dem Rücken zu ihr Volum nicht verringert, sondern unverändert beibehält. Ihren definitiven Verlauf werden wir etwas weiter unten kennen lernen.

An derselben Stelle, an welcher die Venen der übrigen Visceralbogen die beiden Commissuren zwischen vorderer und hinterer Kiemenvene besitzen, stellt sich auch am Hyoidbogen eine ähnliche Bildung her. Aber da eine vordere Kiemenblättchenreihe nicht existirt und dem entsprechend auch eine eigentliche vordere Kiemenvene fehlt, so kann die Bildung der Venencommissuren nicht genau den Verlauf der anderen Kiemenvenen-Commissuren nehmen. Dem entsprechend besitzt der Hyoidbogen nur eine Quercommissur, und diese eine ergießt ihr Blut in die Arterie des Spritzloches (Fig. 1 *a*, 2, 3 etc. *Comm.*).

Dies Factum ist von bedeutender Tragweite und darum werth, in all seinen Einzelheiten genau verfolgt und festgestellt zu werden.

Ich erwähnte am Anfang dieses Capitels, dass gleichzeitig mit der Hyoidarterie eine kleinere Arterie für die Thyreoidea aus dem Conus arteriosus sich abzweigt. Den Verlauf dieser kleinen Arterie will ich nun verfolgen.

Die Glandula thyreoidea liegt mit ihrem Hauptstück zwischen dem M. coraco-mandibularis, als ventraler Grenze, den Hyoidarterien-Ursprüngen, als seitlichen Grenzen, und bedeckt vom Bindegewebe der unteren Pharynxwand (Fig. 1 *a*, 3, 8 *thyr.*). Allerhand Blutgefäße von hier nicht näher zu bestimmendem Charakter umgeben sie. Constant erweisen sich aber die Ursprünge der bereits erwähnten Arterien, deren Durchmesser etwa den fünften Theil des Durchmessers der Hyoidarterie besitzt Ich werde diese Arterie die Art. thyreoidea nennen,

wo sie bisher erwähnt ward, hieß sie A. mandibularis. Von ihrem Ursprung aus der vorderen Wand der Art. hyoidea richtet sie sich ein Weniges nach unten, schließt sich dem Körper der Gl. thyreoidea dichter an, verlässt ihn aber vor der Verbindung desselben mit der unteren Schlundwand, um in einem vor der Hyoidarterie gelegenen Bogen beiderseits nach außen und oben zu verlaufen. Auf diesem Verlaufe wird sie von der Hyoidarterie durch einen Theil der entsprechenden Hyoidmusculatur geschieden.

Nicht weit von ihrem Ursprunge begegnet sie allerhand Bluträumen, mit denen sie, wie es scheint, gemeinsame Sache macht, d. h. die Blutmassen, die immerhin nicht allzu beträchtlich sind, verlaufen mit der Arteria thyreoidea im weiteren Verfolg gemeinsam, und es wird aus ihnen zusammen ein beträchtlicheres Gefäß, welches neben und vor einem Nerven verläuft, einem Ast des Facialis.

Das ganze Gefäß, — das wir schwerlich mehr als Art. thyreoidea allein bezeichnen können, im Hinblick auf den beträchtlichen Umfang, den es jetzt gewonnen hat, — steigt nun hinter dem Unterkieferknorpel, der sich aus dem Mesodermblastem zu differenziren angefangen hat, nach oben, d. h. dem Rücken zu, auf und ergießt sich zusammen mit der bereits erwähnten Quercommissur des Hyoidbogens in die Arterie des Spritzloches.

Die Spritzlocharterie empfängt also das Blut zweier Arterienbogen: des Hyoidbogens durch Vermittlung der hinteren Vene und ihrer Quercommissur dieses Bogens, und der Art. thyreoidea + dem Blut, das sich diesem Gefäße auf seinem Verlauf anschloss (Fig. 2*a*, 2*b*).

Die Erklärung und Bedeutung dieser merkwürdigen Gefäßverbindungen werde ich an anderer Stelle versuchen. Jetzt gehe ich dazu über, den Verlauf der hinteren Hyoidvene weiter darzustellen.

Nach Verlust der Hauptmasse ihres Blutes wendet sich die hintere Hyoidvene dorsalwärts, immer in der Nähe der sich stets verringernden Hyoidarterie und der von dieser gespeisten Kiemenblättchen.

Wenn beide aber gleichzeitig ein Ende nehmen, biegt die Vene nach innen um und verläuft am Hinterrande des Hyoidbogens, als wollte sie, wie alle dorsalen hinteren Kiemenbogenvenen, sich in den dorsalen Stamm der vorderen Kiemenbogenvene des nächstfolgenden Bogens ergießen und mit ihm zusammen eine Aortenwurzel bilden. Das thut aber die Hyoidvene nicht. Vielmehr senkt sie sich etwas nach unten, geht aber zugleich nach vorn, als wollte sie sich mit einer vorderen Vene ihres eigenen Bogens verbinden; diese vordere Vene existirt aber nicht. So setzt die hintere Hyoidvene ihren Verlauf nach vorn unbeirrt

fort, erweitert sich aber an der dorsal höchstgelegenen Stelle, empfängt hier einen kleinen Zustrom aus Blutmassen des Spritzlochbogens und theilt sich nun in zwei Äste, von denen der eine nach hinten längs der Chorda dorsalis verläuft und in die Aortenbogen sich ergießt, der andere aber nach vorn und innen, so wie etwas unten sich richtet, gegen die Hypophysiseinstülpung zu verläuft, dort mit dem gleichen Ast der anderen Seite verschmilzt, worauf beide eine kleine Strecke zusammen am Boden der Hypophysis entlang gehen, um dann nach beiden Seiten, aber dicht der seitlichen Verbreiterung der Hypophysis angelagert, wieder nach außen zu gehen und mit einem kräftigen Gefäß, welches vom Spritzloch kommt, zu verschmelzen (Fig. 1 *b*, 3 *a*, 3 *b*, *car. post.*).

Es ist nicht schwer, diese Gefäße in der Anordnung der definitiven Gefäße des Haifischkopfes wieder zu erkennen.

Der hintere Ast ist der erste Aortenbogen der Haifische; der vordere dagegen wird zur Carotis posterior (vgl. Joh. Müller, Myxinoiden III. Gefäßsystem p. 236). Ihre kurze Verbindungsstrecke lagert sich in das Innere eines Knorpelcanals an der Basis Cranii, und ihre vordere Verbindung mit dem Gefäß der Spritzlochkieme ist die von Joh. Müller (l. c.) beschriebene, in der Schädelhöhle vor sich gehende Verbindung der Carotis posterior mit der Carotis interna anterior, welche letztere eben jenes Gefäß aus der Spritzlochvene ist, welches ich eben erwähnte (Fig. 1 *b*, 3 *b*, 3 *a*, *car. int. ant.*).

Ich sollte nun eigentlich erörtern, wie diese sonderbaren Gefäßbeziehungen zu Stande gekommen sind. Das will ich aber verschieben, bis ich sowohl die Musculatur, als auch die Knorpelbildungen des Hyoidbogens dargestellt und erörtert haben werde: man wird danach sehen, dass ich neue Elemente für die Beurtheilung gewinne.

2. Entstehung und Differenzirung der Musculatur des Hyoidbogens.

Die Darstellung des Ursprungs und der Differenzirung der Muskeln des Hyoidbogens nöthigt mich, etwas weiter auszuholen und einige Worte über die sogenannten Kopfhöhlen der Selachier zu sagen, aus denen bekanntlich nach Balfour's epochemachender Entdeckung die Muskeln der Visceralbogen und der Augen hervorgehen.

Der letzte Autor, welcher über diese merkwürdigen Bildungen geschrieben hat, ist Dr. Van Wijhe (Über die Mesodermsegmente u. die Entwickl. der Nerven des Selachierkopfes, Amsterdam 1882). Er hat die von Balfour begonnene und von Milnes Marshall weiter ausgeführte Untersuchung des Verhaltens der Kopfhöhlen fortgesetzt und mit

einer wichtigen Unterscheidung versehen. Van Wijhe setzt nämlich aus einander, dass die Kopfhöhlen, wie sie eine Fortsetzung der gesammten ursprünglichen Leibeshöhle seien, so auch eine horizontale Scheidung in einen dorsalen, den Urwirbeln (Myotomen) des Körpers und einen ventralen, der eigentlichen späteren Peritonealhöhle homodynamen Abschnitt besäßen. Die Grenze beider Abschnitte würde also in der Fortsetzung der seitlichen Linie liegen, welche beiderseits des Körpers durch die Abspaltung der Urwirbel, d. h. derjenigen Theile, aus welchen später vor Allem die gesammte Körpermusculatur hervorgeht, von der eigentlichen Leibeshöhle hervorgebracht wird. Die Urwirbel sind bekanntlich der dorsale, segmentirte Theil der allgemeinen Leibeshöhlen-Wandung: Van Wijhe nimmt also an, dass der Zerfall der homodynamen Partie der Kopfhöhle in einzelne Abschnitte eine weitere dorsale Urwirbelbildung sei, während die Trennung des ventralen Abschnittes der Kopfhöhle durch die Ausstülpung der Kiemenspalten ein Homodynamon am Körper nicht habe, wo parietales und viscerales Blatt der Leibeshöhle in toto verbleibe, nicht in diejenigen Abschnitte zergliedert werde, aus denen in den einzelnen Visceralbogen die Muskeln hervorgehen.

Diese Auffassung ist in vieler Hinsicht eine glückliche Fortbildung der Theorie der Kopfhöhlen zu nennen. Wenn ich sie trotzdem nicht voll und ganz acceptire, so liegt das an Gründen, die in einer späteren Studie zu Tage treten werden.

An dieser Stelle habe ich mich aber nur mit den vordersten Kopfhöhlen, speciell mit der mandibularen und Hyoidhöhle zu beschäftigen.

Van Wijhe sowohl, wie auch Marshall und Balfour selbst halten sich für berechtigt anzunehmen, dass vor jeder Kiemenspalte auch nur eine ventrale Verlängerung der Kopfhöhlen sich bilde. Van Wijhe ist zwar der Meinung, man dürfe im Hyoidbogen zwei derlei Segmente annehmen, stützt aber in der citirten Arbeit diese Meinung auf die Lagerung der Kiementaschen unter den dorsalen Myotomen (l. c. p. 12), welche seiner Meinung nach von Anfang an »unter der hinteren Hälfte eines jeden Somiten (resp. Myotomes) des Kopfes« gelegen hätten, während »unter dem zugehörigen vorderen Theile eine Visceralbogenhöhle sich bildete«. Schwierigkeiten bieten nur die vorderen Gebilde. Der Autor sagt: »*Die erste Kiementasche liegt im Stadium J nur mit ihrem vorderen Theile unter dem hinteren Theile des zweiten Somites; vor ihr befindet sich die Kieferhöhle; sie scheint ungezwungen in das Schema zu passen, nur muss man annehmen, dass sie ein wenig nach*

hinten gerückt ist, da sie großentheils unter dem dritten Somite liegt. Letzteres ist ohne zugehörige Kiementasche; um auch für dies Somit das Schema gelten zu lassen, muss man annehmen, dass eine ursprünglich (phylogenetisch) unter seinem hinteren Theile liegende Kiementasche abortirt ist, und dass dem zufolge die Hyoidhöhle zwei Visceralbogenhöhlen repräsentirt; dass also der Hyoidbogen potenziell aus zwei Visceralbogen besteht. Hierdurch erklärt sich zugleich, warum die erste Kiementasche etwas nach hinten rücken konnte; durch den Abortus der folgenden wurde ihr der Raum dazu verschafft.

Es bleibt uns nur noch die Frage zu beantworten, ob auch unter dem hinteren Theil des ersten Somites eine Kiementasche angenommen werden kann. Es scheint mir, dass der Mund als der Repräsentant eines an jener Stelle befindlichen Kiementaschenpaares anzusehen ist.«

So sehr ich mit dieser Zustimmung zu dem Fundamentalargument meines ganzen Umwälzungs-Versuches der bisher geltenden Wirbelthiermorphologie zufrieden sein kann, so bin ich doch nicht geneigt, mir die obige Beweisführung anzueignen. Lasse ich auch zunächst die Frage des Mundes ganz aus dem Spiel, so kann ich doch in der Verschiebung der Kiementaschen, resp. der Visceralbogen unter den vermeintlich zu ihnen gehörenden Myotomen kein Argument dafür erblicken, dass im Hyoidbogen von Hause aus zwei Kopfhöhlen stecken und eine Kiemenspalte obliterirt sei. Sonderbarerweise bin ich zwar auch in der Sache selbst mit dem holländischen Forscher einverstanden, aber einmal ist die angeblich obliterirte Kiementasche noch vorhanden, nur dislocirt, und anderntheils würde die Anerkennung des obigen Raisonnements zu Conclusionen führen, gegen die mannigfache Bedenken obwalten.

Die oben genannten drei Forscher stellen sich nämlich die Bildung der Kopfhöhlen in ihren Einzelheiten und in ihren Lagebeziehungen zu constant vor und glauben die Umstände bereits zu kennen, welche als Motive für die Varianten anzusehen seien; desshalb sind sie der Meinung, aus den Verhältnissen der Kopfhöhlen und den sie begleitenden Nervenursprüngen resp. Nervenvertheilungen mit Sicherheit die Vexata Quaestio der Kopfsegmente lösen zu können. Aber diese Frage ist von so umfassender Art und bietet so viele Schwierigkeiten der außerordentlichsten Natur, dass sie sich nicht durch dies oder jenes Organsystem allein bezwingen lässt. Es ist eine interessante historische Entwicklung dieser Frage zu verfolgen: Ursprünglich war es der knöcherne Schädel selbst, an dem die Antwort gesucht ward; dann wurden die knorpligen Visceralbogen in Anspruch genommen; darauf die Nerven-

ursprünge; jetzt sollen die Kopfhöhlen das Zauberwort hergeben, mittels dessen das Räthsel zur Lösung gebracht werden könnte. Aber all diese Dinge bestehen nicht absolut; sie werden beeinflusst von allen übrigen Theilen des Kopfes, ja von allen Theilen des ganzen Körpers, und nur bei einer erschöpfenden, allseitigen Behandlung des ganzen Wirbelthierleibes wird auch die Frage nach der Zahl und der Natur der in den Kopf aufgegangenen gleichartigen Metameren, wenn überhaupt, ihre Erledigung finden.

Die Formation der Kopfhöhlen ist Schwankungen unterworfen; mitunter verhalten sie sich sogar auf den beiden Seiten desselben Embryo verschieden. Auf der einen Seite eines mir vorliegenden Embryo zeigt Kopfhöhle 1 eine Quertheilung von vorn nach hinten; das dadurch hervorgebrachte ventrale (so soll es einmal heißen) Stück zeigt zwei nach vorn und unten gerichtete geschwungene Höhlen, das dorsale Stück dagegen bleibt rund und vertieft sich nach innen gegen die Hypophysiseinstülpung zu, wo es mit dem der anderen Seite zusammentritt; dies anderseitige aber führt nicht in ein dorsales Stück, sondern in die ganze ungetheilte Kopfhöhle, deren untere Wand dieselben zwei geschwungenen Höhlen gegen die Unterseite des Kopfes richtet.

An einem anderen *Pristiurus*-Embryo sehe ich einen sackartigen Fortsatz dieser selben Kopfhöhle in den Mandibularbogen hineinragen und eine Strecke darin verlaufen, neben dem großen Schlauch der zweiten Kopfhöhle. Dieser Schlauch erscheint noch dazu durch eine Querzellreihe von dem Hohlraum der Kopfhöhle 1 abgegrenzt.

Bei einem dritten *Pristiurus* ist dieser Schlauch noch bedeutend weiter in den Mandibularbogen einragend.

An der zweiten Kopfhöhle ist bei einem Embryo eine Trennung in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt scharf durchgeführt; ob das nur die Einleitung der Obliteration seiner Höhle oder eine Variante ist, weiß ich nicht zu sagen. Ihre ventrale in den sog. Kieferbogen dringende Verlängerung unterscheidet sich von allen anderen Kopfhöhlenschläuchen durch ihre viel voluminösere Natur und durch den Umstand, dass sie eigentlich aus zwei partiell mit einander verschmolzenen Schläuchen besteht, einem hinteren, äußeren und einem vorderen inneren. Ein Facialisast geht der Länge nach über diesen Doppelschlauch hinweg, gerade da, wo etwa ihre Verschmelzungslinie liegen mag. Der hintere Schlauch grenzt unmittelbar an die Spritzlocharterie.

Bei einem anderen Embryo liegt der hintere Theil mehr nach innen, und ist zudem noch in zwei deutliche secundäre Säckchen ausgestülpt. Bei demselben Embryo sind die sog. dorsalen Partien, also Van Wijhe's

Myotome, alle höher als lang, bei anderen umgedreht sind sie länger als hoch. Kurz es erscheint mir bedenklich auf diese Verhältnisse mehr als ganz im Allgemeinen Gewicht legen zu wollen. Es entgeht uns einstweilen noch zu sehr die Beurtheilung der Gründe, welche zu dieser oder jener Umformung geführt haben mag, wir brauchen noch ein sehr viel größeres Beobachtungsmaterial an den verschiedenen Species der Selachier, ehe wir einen klaren Einblick gewinnen können, und physiologische Betrachtungen über die Bildungen so junger Embryonen haben überhaupt etwas Missliches.

Ich sehe also von diesen frühen Stadien ab, wenn ich mich jetzt zu der Beschreibung der Musculatur des Hyoidbogens wende, und beginne vielmehr bei einem bereits vorgeschritteneren Stadium,— in der Hoffnung, dass es mir gelingen werde durch geordnete Vergleichung mit den bereits geschilderten Zuständen der Kiemenbogen und in gelegentlichem Seitenblick auf den mit dem Hyoidbogen untrennbar verknüpften Kieferbogen Verhältnisse ins Klare zu setzen, die zum großen Nachtheil des allgemeinen Verständnisses des gesammten Kieferapparates seit langen Jahren einer irrigen Deutung unterlegen haben.

Eine der charakteristischsten Verschiedenheiten der Musculatur des Hyoidbogens gegenüber denen der Kiemenbogen ist die Abwesenheit des proximalen Stückes, aus welchem bei diesen letzteren der Adductor hervorging. Zur gleichen Periode, wenn bei den Kiemenbogen durch die Ausbildung der Venen-Quercommissuren die Unterbrechung der mittleren Muskelportion angebahnt wird, legt sich auch beim Hyoidbogen diese Commissur, — aber nur eine — an; statt indess den Zusammenhang der Muskeln nur zu unterbrechen, hemmt sie völlig die Ausbildung des proximalen Stückes, und ein Adductor wird zufolge dessen nicht gebildet (vgl. Studie IV. Taf. 5 Fig. 4, 6 — 11 *Hy*).

Wie aber der Adductor fehlt, so fehlen auch die Musculi interarcuales, — statt dieser die Beweglichkeit des Bogens regulirenden Bildungen findet man vielmehr eine complicirte Vorrichtung von Ligamenten zur Feststellung des oberen Abschnittes, des sog. Hyomandibulare. Davon wird nachher die Rede sein.

Unvermindert sind aber die ventralen Theile der Musculatur vorhanden, — wie denn überhaupt dieser Bogen ventralwärts von der Venencommissur sich durchaus verhält wie die übrigen Kiemenbogen.

Die distalen Portionen der Hyoidmusculatur sind reich entfaltet. Dorsalwärts umgreifen sie die obere Commissur der ersten Kiemenspalte, schnüren von ihr einen beträchtlichen Thymus-Abschnitt ab und verschmelzen mit dem gleichliegenden Theil der Musculatur des ersten

eigentlichen Kiemenbogens. Eben so ist ventralwärts der M. constrictor superficialis vortrefflich ausgebildet (Fig. 2 *a* u. *b*, Fig. 6 *a—d*), verschmilzt aber an seiner distalen Portion bald mit der gleichnamigen Portion eines Muskelschlauches, welcher vom Kieferbogen kommt und begiebt sich mit diesem zusammen an die Unterseite, wo er mit den Fasern des Coraco-hyoideus und Coraco-mandibularis in der Weise der übrigen M. coraco-branchiales verschmilzt.

Die Unterschiede der Hyoid- und Kiemenbogen-Musculatur betreffen also nur die dorsale und die proximale Portion.

Vergleichen wir nun diese Verhältnisse mit den entsprechenden Skelettverhältnissen.

3. Differenzirung der knorpligen Theile des Hyoidbogens bei den Haien.

Die Knorpelanlage geht im Hyoidbogen gleichzeitig mit der der anderen Kiemenbogen vor sich. Der Entstehungsort ist wiederum bestimmt durch die Venen-Quercommissur, die sich aber, wie oben dargestellt, etwas verschieden von derjenigen der Kiemenbogen verhält. Diese Commissur darf aber wiederum als der Punkt angesehen werden, welcher die eigentliche Mitte des Hyoidknorpels anzeigt, — eben so wie er bei den übrigen knorpligen Kiemenbogen an der Articulationsstelle der beiden Mittelstücke gelegen ist, den eigentlichen Scheitelpunkt des ganzen Bogens bildend (Fig. 5).

Da die Bildung des M. adductor unterbleibt, so fällt natürlich auch die merkwürdige Umwachsung dieses Muskels durch Knorpel weg, welche bei den übrigen Kiemenbogen die vertieften Ansatzstellen, die sog. Ansatzaushöhlungen, zu Stande brachte. Dadurch wird der Knorpel des Hyoidbogens solider und — wie man vielleicht argumentiren möchte — für seine Beziehungen zum mächtigen Kieferbogen geeigneter. Damit hat es indessen wohl eine andere Bewandtnis.

Es ist freilich unzweifelhaft, dass das dorsalwärts von der Venen-Quercommissur gelegene Knorpelstück beträchtlich voluminöser ist, als die oberen Mittelstücke der anderen Kiemenbogen. Es ist ferner sicher, dass ein eigentliches Basale des Hyoidbogens nicht gebildet wird, sondern dass dies eine compacte Dorsalstück des Hyoidbogens sich direct an die ihm zukommende Gelenkpfanne am Cranium anfügt. Über das Zustandekommen dieser Gelenkpfanne, so wie über die wahre Bedeutung der sie bildenden Knorpel, werde ich erst viel später mich aussprechen, eben so auch über die sehr reiche Ausstattung des Hyomandibulare mit Ligamenten.

Seinen Charakter als oberes Mittelstück des Hyoidbogens giebt aber das Hyomandibulare der Haie — und von diesen allein spreche ich hier, die Verhältnisse der Rochen werden gleich nachher zur Sprache kommen — weiterhin dadurch zu erkennen, dass es eine Anzahl von Knorpelstrahlen trägt, welche sich natürlich auch am ventralen Stück finden. Da freilich auch ein dorsaler Strahl vorhanden ist, welcher als homodynam mit den sog. äußeren Kiemenbogen sich zu erkennen giebt, — wie er denn zwischen Thymusabschnitt und eigentlichem Kiemensack hindurch unter die äußeren Fasern des M. constrictor superficialis sich begiebt — so beweist dies, 'das Hyomandibulare enthalte auch das Basale des Hyoidbogens, dem jener dorsale Knorpelstrahl angehört. Die Knorpelstrahlen sind übrigens auf der ganzen Länge des Hyomandibulare mit besonderer Deutlichkeit dem äußersten Hinterrande desselben angefügt, während die mediale Portion der Hyoidmusculatur je weiter zu dem Verbindungspunkt des Hyomandibulare mit dem Kieferapparat zu, um so lockerer mit demselben verbunden erscheint, und sich erst wieder dem Hyoidknorpel nähert, wo er, unterhalb der Articulation mit dem Kieferapparat das ventrale Stück bildet, immer aber mit einer fibrösen Membran in Zusammenhang bleibt, welche sowohl zwischen Unterkiefer und Zungenbein, wie zwischen letzterem und dem Kiefergelenk ausgespannt erscheint.

Vom Hyomandibulare ist nun bekannt, dass es in Gelenkbeziehungen zum Kieferapparat tritt. Die Auffassungen Gegenbaur's habe ich oben im Auszuge gegeben. Prüfen wir nun am embryologischen Befunde, wie es sich damit verhält, und wie diese Beziehung zu Stande kommt. Dazu aber ist es erforderlich, die Bildung der Kiefer selbst darzustellen, was ich jetzt thun will, ohne erst die entsprechende Musculatur in ihrer Entstehung und Differenzirung aufgedeckt zu haben, — das wird diesmal besser nach der Darstellung der Knorpelbildung geschehen.

4. Differenzirung der knorpligen Theile der Kiefer bei den Haien.

Auch hier halte ich mich zunächst an die Haifische.

Auf derselben Höhe, wie die Verbindung der hinteren ventralen Hyoidvene mit der Spritzlocharterie zu Stande kommt, wo also auch die erste Anlage des Hyoidknorpels sich findet, beginnt auch die Anlage der Kieferknorpel. Der Unterschied dieser Anlage von denen der übrigen knorpligen Kiemenbogen macht sich in dem Umstande geltend, dass die Kieferknorpel von Hause aus mit doppeltem Knorpelkern entstehen, von denen der eine zum Unterkiefer, der vordere aber zum

Oberkiefer oder, wie die Terminologie geht, zum Palato-Quadratum wird. Beide liegen aber so nahe zusammen, dass man geneigt sein möchte, sie als die frühzeitige Trennung eines und desselben Knorpels zu nehmen. Die Richtung, in der diese Knorpel sich weiter entwickeln, ist nun wesentlich von all den bisher beschriebenen Visceralknorpeln verschieden. Während der Unterkiefer nach unten und hinten wächst, entwickelt sich der Oberkiefer nach vorn, aber nicht nach oben. Frühzeitig also macht sich schon die Lagenveränderung geltend, welche aus einem vordersten Visceralbogen die so abweichend gestalteten und gerichteten Kieferknorpel, der allgemeinen Annahme zufolge, hat hervorgehen lassen. Das Wachsthum beider Knorpel ist gleich von Anfang an ein sehr starkes, und wird nur von dem des Hyomandibulare, wenn nicht übertroffen, so doch erreicht. Alle übrigen Kiemenbogen sind schlanker.

Eine Gliederung der Knorpel in Mittelstück und Basale resp. Copulare findet nicht statt: die Hauptgliederung ist eben die gleich von Anfang an auftretende in zwei Stücke, Ober- und Unterkiefer, — falls diese Auffassung richtig ist. Befremdlich ist es freilich von vorn herein, dass die Erscheinungen, welche diese Gliederung bei den anderen Knorpelbogen begleiten, bei dem Kieferbogen ausbleiben, — so die Bildung einer Quercommissur der Venen, so auch die Abschnürung eines proximalen Stückes der zugehörigen Musculatur behufs Herstellung des Adductor.

Ich sage, dies sei befremdend, obgleich doch schon bei dem Hyoidbogen Verhältnisse auftraten, welche den regelmäßigen Gang dieser Entwicklungen störte. Aber der Mangel des Adductor am Hyoidbogen ist schon lange bekannt, die vergl. Anatomie hat ihn uns kennen gelehrt. Dahingegen hat dieselbe vergl. Anatomie mit besonderer Argumentation uns gelehrt, dass der Kaumuskel der Haifische der eigentliche Adductor des Kieferbogens sei. Es heißt darüber bei Gegenbaur (Kopfskelett etc. p. 210): »*Für die Homologie des Kieferbogens mit einem Kiemenbogen kann endlich noch das Verhalten der Musculatur angeführt werden, wovon ich nur jene des großen Adductors der Kiefer hervorheben will. Er entspricht vollständig dem Adductor der beiden Mittelglieder der Kiemenbogen und lagert sich eben so wie dieser in eine besonders bei den Notidaniden deutliche Grube ein. Die bei dieser Vergleichung uns entgegentretende Volumenverschiedenheit geht aus der Anpassung des Muskels an den zu bewegenden Skeletttheil hervor und erklärt sich somit durch die Verschiedenheit der Leistung. Auffällig bleibt dann nur noch die laterale Lagerung des Adductors der Kiefer im Gegensatze zu der medialen der Adductoren der Kiemenbogen. Dieses*

Verhältnis klärt sich jedoch auf einfache Weise durch die am Kieferbogen eingetretene, zum Theil durch die Volumenvergrößerung bedingte Lageveränderung der Außen- und Innenflächen. Am Oberkiefer wird diese Veränderung durch Entstehung des Gaumenfortsatzes, am Unterkiefer durch die Ausdehnung in der Richtung nach vorn hervorgerufen. Als der ursprünglich äußeren Fläche des Bogens entsprechend erscheint dann nur der hintere Rand des Palato-Quadratum und der hintere und untere Rand vom Unterkiefer.«

Leider ist dies Raisonnement keineswegs zutreffend. Zunächst ist es auffallend, dass, trotzdem der Adductor mandibulae so unverhältnismäßig viel größer ist, als die Adductores der Kiemenbogen, dennoch während der ganzen Embryonalentwicklung am Kieferbogen keine Bildung auftritt, welche mit der Anlage der Adductoren der Kiemenbogen homodynam sei. Man hätte vielmehr erwarten sollen, dass die Abschnürung des proximalen Theiles der Kiefermusculatur ganz colossale Dimensionen erreicht, — ja fast den ganzen embryonalen Muskelschlauch in Anspruch genommen hätte, um der gewaltigen Masse des sog. Adductor mandibulae zur Ausbildung zu verhelfen. Statt dessen erfolgt gar keine Abschnürung, eben so wenig wie beim Hyoidbogen, — wo die Abwesenheit des Adductors freilich, und vielleicht nicht mit Unrecht, auf die Beziehungen des Hyomandibulare mit den Kiefern geschoben wird (Gegenbaur, l. c. p. 210).

Fehlt aber die venöse Quercommissur, fehlt die normale Anlage des Adductors, fehlt fernerhin eine ventrale Fortsetzung der Spritzlocharterie — falls man nicht die oben beschriebene, aus der Hyoidarterie entspringende Art. thyreoidea dafür halten will — so fehlen dem Kieferbogen auch noch andere essentielle Dinge, welche allen Kiemenbogen, und auch dem Hyoidbogen zukamen. Darunter in erster Linie die knorpeligen Kiemenstrahlen. Zwar deutet Gegenbaur die Spritzlochknorpel als dem oberen Stück des Kieferbogens zukommende Kiemenstrahlen, und sucht ihre sonderbare Bildung und Lagerung (l. c. p. 203 ff.) auf allerhand Art und Weise zu rechtfertigen und frühere Versuche, die betreffenden Knorpel zu höherer Dignität zu erheben, abzuweisen, — aber auch darin ist er nicht glücklich, und die embryologische Untersuchung kommt seinen Deutungen nicht zu Hilfe, wie wir später sehen werden.

Es fehlen aber auch dem Unterkiefer die Kiemenblättchen — und in der embryonalen Entwicklung sehen wir nichts, was diesen Mangel erklären könnte — wenigstens nichts, was nach bisherigen Vorstellungen als Andeutung ausgefallener Kiemenblättchen hätte angesehen werden können.

Verfolgen wir fernerhin die Beziehungen der Kieferknorpel zum Cranium, so brauchen wir nur GEGENBAUR's eigne Anschauungen anzuführen, um die größten Unterschiede von den Kiemenbogen und ihren Beziehungen zum Achsenskelett zu erkennen, — so wenig ich im Übrigen geneigt bin (siehe Studie VI, p. 168) GEGENBAUR's Auffassung der Kiemenbogen als ursprünglich dem Achsenskelett angehöriger Bildungen zu adoptiren.

Nach alledem giebt es so viel des Abweichenden und Auffallenden in dieser ganzen Doctrin der Zugehörigkeit des Ober- und Unterkiefers zu einem, den Kiemenbogen homodynamen Visceralbogen, dass es wohl angezeigt erscheint, dieselbe zunächst in eine Art von Quarantäne zu versetzen, und die embryonalen Thatsachen ohne die Brille dieser zwar durch Alter und Autorität geheiligten, aber doch nicht ohne Weiteres zu approbirenden Anschauung zu betrachten.

Ehe ich aber weiter in der Betrachtung der Kiefer gehe, will ich nachholen, was die Embryologie der Rochen über die Entwicklung des Hyoidbogens sagt.

5. Differenzirung der knorpligen Theile des Hyoidbogens der Rochen.

In einem Stadium, in welchem die knorpligen Gebilde erst unbestimmt angelegt sind und noch keine deutliche Differenzirung ihrer Zellen von den übrigen Mesodermelementen zu erkennen ist, sieht man in dem Hyoidbogen eine doppelte Concentration eben dieser Zellen. Die eine derselben erfolgt in nächster Nähe des Hinterrandes, wo die Kiemenblättchen befindlich sind, wo die Arterie und die hintere Vene gelagert sind; die andere in größerer Nähe des Spritzloches, neben dessen hinterem Rande.

Eben so wird man gewahr, dass eine doppelte Anlage von Musculatur sich zeigt. Die eine umgiebt den erst erwähnten Knorpel, die zweite den zweiten. Alles dieses ist aber noch sehr unbestimmt und kann nur von einem an diese Verhältnisse gewöhnten Auge erkannt werden.

Durchaus deutlich wird es aber, wenn man etwas ältere Stadien untersucht (Fig. 2 *a* u. *b*, Fig. 6 *a*—*d*). Vor allen Dingen erscheint dann die Musculatur auf das klarste aus zwei differenten Portionen bestehend. Prüft man diese Verhältnisse an sagittalen Längsschnitten, so sieht man den hinteren Muskelcomplex in schmälerer Ausdehnung parallel dem ganzen Hinterrande des Hyoidbogens verlaufen, die hinter ihm liegende erste Kiemenspalte umfassen und in stark, fast kreisrund gebogener Linie sowohl dorsal wie ventral die Musculatur des nächst-

folgenden, ersten Kiemenbogens erreichen, um auf diese Weise den oberen und unteren Theil des Constrictor superficialis zu bilden. Es ist sehr leicht, diesen Muskelcomplex zu erkennen, denn aus ihm geht die vorderste Partie des electrischen Organes hervor, der zugehörige Nerv ist der N. facialis.

Der platten Gestalt der Rochen zufolge ist denn auch die Ausdehnung dieses wie aller übrigen Kiemen-Diaphragmenmuskeln am beträchtlichsten in der Richtung der horizontalen Querachse, und so ist auch die dorsale Überlagerung der Kiemenspalten eine sehr breite, womit denn wahrscheinlich auch die breite Gestalt der Thymusdrüsen zusammenhängt. Es ist auch dieser eben beschriebene Muskel, welcher die Thymusabtheilung der ersten Kiemenspalte überdacht.

Zwischen diesem Muskel und dem Hinterrande des Hyoidbogens liegt jener zuerst beschriebene Knorpel. Er ist schmal und dünn, aber er reicht von der ventralen Mittellinie bis über die dorsale Commissur der ersten Kiemenspalte, in entsprechend starker Krümmung. An seiner Außenseite, längs dem Hinterrande sitzen Knorpelstrahlen, vier dorsal, vier ventral, von der über den Knorpelbogen hinziehenden Quercommissur der hinteren Vene (Fig. 6 *b—d. Knorp.Strahl.*).

Diese Quercommissur theilt den Bogen in seinen dorsalen und ventralen Absehnitt, wie bei allen übrigen Kiemenbogen; sie ist der feste Punkt, von dem aus die Lagebeziehungen beurtheilt werden dürfen (Fig. 2 *a* u. *b*, Fig. 6 *a—d Hy.d.* u. *Hy.v.*).

Recapituliren wir nun, was wir bisher im Hyoidbogen fanden. Einen vollständigen Kiemenbogen, mit Knorpelstrahlen; eine vollständige Musculatur, wie wir sie in allen Kiemendiaphragmen zu finden gewohnt sind, mit Ausnahme des Adductors und der M. interarcuales dorsales; und da diese Muskeln fehlen, so fehlt auch die innere Höhlung des Kiemenbogens, in der die Insertion der Adductores der Kiemenbogen zu liegen kommt. Ferner finden wir eine Arterie, eine hintere Vene, eine hintere, vollständige Reihe Kiemenblättchen mit ihrer Verlängerung zu den sog. äußeren Kiemenfäden, einen großen Thymusabschnitt, begrenzt von einem dorsalen Kiemenstrahl und überdacht von der dorsalen distalen Portion der Hyoidmusculatur. Es fehlt nur die vordere Kiemenblättchenreihe und die vordere Vene, — wogegen die Quercommissur. diese wichtige Bildung, vorhanden ist.

Und dennoch soll nach der geltenden, und von Gegenbaur am stärksten vertretenen Anschauung dieses Alles nur dem ventralen Abschnitt des Hyoidbogens entsprechen, während der dorsale, das Hyomandibulare, sich davon »differenzirt« hat.

Sehen wir nun zu, was der embryologische Befund über diese »Differenzirung« lehrt.

Es leuchtet ein, dass der vorhin erwähnte vordere, dorsal gelegene Knorpel des Hyoidbogens das Hyomandibulare darstellt. Seine Beziehungen zum Unterkiefer, die wir gleich kennen lernen werden, machen das evident (Fig. 2 u. 6). Aber dieser Knorpel entsteht gleichzeitig mit dem eben beschriebenen, vollständigen Hyoidbogen; er besitzt eine eigene, außerordentlich starke Musculatur, welche freilich nur dorsal gelegen ist (Fig. 2 u. 6 *M.lev.*), aber hier dieselben Erscheinungen bietet, wie die übrigen dorsalen Portionen der Diaphragmenmuskeln: sie biegt sich nach oben und hinten um, und erreicht mit ihren Fasern den vorherbeschriebenen dorsalen Theil des eigentlichen Hyoidmuskels. Sie überdacht ihn fast vollständig und trifft mit ihren äußersten Fasern sogar noch auf den folgenden Muskel des ersten Kiemenbogens.

Das Hyomandibulare des *Torpedo* hat eine sehr merkwürdige Gestalt beim erwachsenen Thiere (vgl. Gegenbaur l. c. p. 172 ff. Taf. XIII Fig. 3). Es erscheint als breite Platte mit mehreren Fortsätzen, der am meisten außenstehende trägt den Kieferapparat. Verfolgt man die Entwicklung dieser Gestalt, so führt sie zurück auf den oben erwähnten Knorpel, welcher von Hause aus schräg gelagert ist, mit dem eben erwähnten Theil, der die Kiefer trägt, zumeist nach außen und nach unten gerichtet, während der allmählich sich verbreiternde Körper des Knorpels nach oben und innen geht. Die Oberfläche, d. h. die dorsale Fläche desselben bietet eine muldenförmige Vertiefung dar, an welcher sich die inneren Fasern des gewaltigen Muskels ansetzen, den wir vorher beschrieben; je näher dem äußeren Ende des Knorpels, um so schmaler ist diese Mulde, je weiter nach hinten, um so breiter, und nach der Mitte auch flacher wird sie. Schließlich hört sie auf, und der Knorpel stellt nur eine gewöhnliche Platte vor, die zwar breiter, aber zugleich auch dünner ist, als ihr äußerer Abschnitt. Auf der innersten Seite gliedert sich der hinterste Theil ab, d. h. zwischen ihm und dem Haupttheil des Knorpels macht sich eine Verdünnung geltend, als sollte es hier zu einem Gelenk führen. Dieser abgegliederte Theil verbindet sich durch Bandmasse mit dem Basale des ersten Kiemenbogens, entsprechend der Verbindung der distalen Partie des zugehörigen Muskels, welcher sich auch mit einigen Fasern der Musculatur des ersten Kiemenbogens anschloss. Der Haupttheil der Platte aber lagert sich dem Schädel an.

Verfolgen wir nun die Beziehungen, welche das untere äußere Ende des Hyomandibulare mit den Kieferknorpeln eingeht.

Gerade unterhalb des unteren Endes des Spritzloches beginnt die Knorpelverdichtung aus Mesodermzellen, welche zur Anlage der Kiefer führt. Am äußersten Ende, d. h. am weitesten von der Sagittalmittelebene des Körpers entfernt, ragt das untere Stück des Hyomandibulare heraus; etwas näher gegen die Mittelebene folgt dann der obere Winkel des Oberkiefers, und gleich nach ihm, aber zu innerst gelegen, der obere Winkel des Unterkiefers. Auf jedem Schnitt, der nun weiter gegen die Sagittalmittelebene geführt wird, weichen diese drei Knorpel weiter von einander fort, das Hyomandibulare nach oben, der Unterkiefer nach unten, der Oberkiefer nach vorn. Ehe letztere beide aber aus einander gehen, schafft sich noch am oberen Ende des Unterkiefers eine kleinere Abschnürung eines eigenen Knorpelkernes: das von GEGENBAUR sogenannte Sustentaculum des Unterkiefers. Gleichzeitig bilden sich sehr umfangreiche und complicirte Ligamentanlagen, deren Endresultat bei GEGENBAUR l. c. p. 169 ff. nachzulesen ist.

Danach weichen diese Knorpel aus einander, wie oben dargestellt.

Sehr bald aber macht sich eine breite Muskelmasse bemerklich, welche Ober- und Unterkiefer zu Insertionspunkten haben und zwischen beiden einen zwar kurzen, aber breiten Verlauf nehmen. Dieser Muskelmasse fügt sich ventralwärts ein längerer, von der Orbitalgegend kommender Muskelbauch an. Zwischen beiden Muskelpartien verläuft ein Ast des Trigeminus (Fig. 6 *a—d*).

Ober- und Unterkiefer begeben sich nun beide nach innen, gegen die Mitte, um mit den entsprechenden Theilen der anderen Seite zu einem Stücke zu verschmelzen. Beide entfernen sich also in gleichem Maße von der eigentlichen mittleren Horizontalebene des Körpers, während der Auffassung zufolge, welche den Oberkiefer als obere Partie eines Visceralbogens in Anspruch nimmt, die umgekehrte Wachsthumsrichtung für ihn angezeigt war.

Wie verhält sich nun aber, um zur Beurtheilung des dargestellten Sachverhältnisses zu gelangen, das Hyomandibulare zum Hyoidbogen einerseits, zum Kieferapparat andererseits?

Um die ganze Tragweite des beschriebenen Befundes entwickeln zu können, muss ich zunächst durch Reproduction der von GEGENBAUR gegebenen Darstellung die Fragen ganz klar stellen. Es ist das ein durch die Wichtigkeit der speciellen Fragen, um die es sich handelt, so wie durch die Verschiedenheit der Beurtheilungsmaximen, welche

Gegenbaur und ich anwenden, gleich stark gebotenes Postulat. Es heißt l. c. p. 171 unten:

»*Die in den Reihen der Haifische allmählich sich ausprägende Verbindung des Hyomandibulare mit dem Unterkiefer führt zur Sonderung von zwei Gelenkstellen am unteren Ende des Knorpels. Die eine davon ist die ursprüngliche Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke des Bogens, die andere vermittelt die Articulation mit dem Unterkiefer. Die Lagerung beider Gelenkstellen ist eine wechselnde, aber meist liegt die mandibulare Gelenkfläche etwas tiefer als jene für das untere Zungenbeinstück. Das letztere kann demnach in diesen Fällen als höher am Hyomandibulare angefügt betrachtet werden, wenn man den zum Unterkiefer führenden Fortsatz (Mandibularfortsatz) als das untere Ende des Skeletttheiles gelten lässt.*

Durch diese Anschauungsweise gelangt man zur Verknüpfung des bei den Rochen scheinbar sehr abweichenden Verhaltens des Zungenbeins mit jenem der Haifische. Nimmt man am Hyomandibulare eine Vergrößerung des Mandibularfortsatzes an, so wird das untere Hyoidstück an dem hinteren Rande des Hyomandibulare in demselben Maße emporrücken, als jener Fortsatz sich ausgedehnt hat. Erfährt der Fortsatz eine mit dem Hauptstück gleichartige Umbildung, so wird er um so mehr als das eigentliche untere Ende des Hyomandibulare erscheinen, als das untere Stück des Zungenbeinbogens eine dem Hyomandibulare ungleichartige Richtung der Differenzirung eingeschlagen hat (??).

Wenden wir uns zur speciellen Prüfung dieser Verhältnisse bei den Rochen, so tritt uns unter allen bei Torpedo der nächste Anschluss an die Haie entgegen. Das breite Hyomandibulare stellt eine gegen den Unterkiefer in einen langen Fortsatz ausgezogene Knorpelplatte dar. Am vorderen Rande beginnt ein anderer Fortsatz, der in mediane Richtung tritt. Der obere Theil des hinteren Randes ist convex und läuft gegen den Mandibularfortsatz in eine sanfte Einbuchtung aus. An der Stelle der stärksten Convexität dieses Hinterrandes befestigt sich der einem Kiemenbogen gleichgestaltete untere Abschnitt des Zungenbeinbogens. Wenn wir diese Verbindungsstelle der zwei Abschnitte des Zungenbeinbogens als die ursprüngliche annehmen — und für die Annahme einer Veränderung der Stelle würde die Erklärung uns fehlen[1] —

[1] *Die Annahme eines Emporrückens als einer absoluten Ortsveränderung kann hier wie auch in ähnlichen Fällen keine Geltung haben, wenn nicht der bewegende Factor nachgewiesen werden kann. Die vergleichende Anatomie kann sich nicht genug hüten (!!!), solchen Vorstellungen von mechanischen Ortsveränderungen Zutritt zu lassen. Wenn ich oben jene Bezeichnung angewendet habe, so verstehe ich darunter eine relative Veränderung in der Reihe der Formzustände.*

so lehrt die Vergleichung mit den Haien, dass die Eigenthümlichkeit des Hyomandibulare bei Torpedo außer der Verbreiterung in der Ausbildung des Mandibularfortsatzes beruht. Als Körper des Hyomandibulare werden wir also den medial von der Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke gelegenen breiten Abschnitt des gesammten Knorpelstückes nehmen, den lateral davon befindlichen Theil dagegen als Mandibularfortsatz auffassen.

Die bedeutende Ausdehnung dieses Fortsatzes erklärt die weit von seinem Ende gelegene Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke des Zungenbeinbogens. Relativ noch bedeutender ist der Fortsatz bei Narcine entwickelt, indem das untere Stück seinem Hinterrande ganz dicht an der Verbindung mit dem Schädel angefügt ist. Der Fortsatz wird also hier fast von dem ganzen Hyomandibularstück repräsentirt, von welchem der bei den Haien ausgebildete Theil in dem Maße sich rückbildet, als der Fortsatz sich vergrößert. Wenn wir so den Fortsatz zu einer größeren Bedeutung gelangen sehen, ist es nothwendig, dabei nicht zu übersehen, dass er immer zum Hyomandibulare gehört, dass er aus einer Differenzirung des Hyomandibulare hervorgeht, welches Stück zwar dadurch formell verändert wird, aber doch damit nicht aufhört, dieser Skelettheil zu sein. Mit dieser Differenzirung ändert die Verbindungsstelle des unteren Zungenbeinstückes ihre Lage, sie rückt näher an den Schädel empor.

Es bedarf dann nur noch eines Schrittes zur gänzlichen Ablösung des unteren Bogenstückes vom Hyomandibulare. Sie ist bei den übrigen Rochen vollzogen. Das Hyomandibulare behält dann nur noch Beziehungen zum Unterkiefer, wird zum Träger des Kieferapparates, zum Kieferstiel, und das untere Bogenstück schließt sich den Kiemenbogen an. Es ist dann entweder noch am Cranium befestigt, wie bei Rhynchobatus, Trygon und Myliobatis, oder es ist frei geworden, wie bei Raja. In beiden Fällen bieten sich an ihm mit den Kiemenbogen übereinstimmende Verhältnisse dar.

Der einfache Zungenbeinbogen der Notidaniden löst sich also bei den Rochen in zwei bedeutend ungleichwerthige Abschnitte auf. Das obere Stück bildet die bei den Notidaniden noch gar nicht bestehenden, somit erst innerhalb der Haie erlangten Beziehungen zum Unterkiefer aus. Das untere Stück trennt sich vom oberen, dessen Fortsetzung es bildete, und wird zu einem Kiemenbogen. — —

— — In die bei den Selachiern nachweisbare(?) Reihe von Veränderungen, welche das Hyomandibulare durch Bildung seines Mandibularfortsatzes erleidet, fügt sich das die Ganoiden und Teleostier charakterisirende Verhalten des Zungenbeinbogens ein. Der genannte Fortsatz tritt vom

Hyomandibularstücke an ganz übereinstimmender Stelle ab, gelangt aber nicht zum Unterkiefer, sondern wird (die Störe ausgenommen) hinter dem Palato-Quadratknorpel gelagert dem auf dem hintersten Abschnitte des letzteren sich bildenden Knochen — dem Quadratum — verbunden und theilweise von ihm umschlossen gefunden. Das Hyomandibulare und sein Fortsatz ossificiren selbständig und stellen dann zwei ursprünglich durch einen continuirlichen Knorpel repräsentirte Knochen dar, von denen der aus dem Fortsatz gebildete das Symplecticum Cuviers vorstellt.« — —

— — »Die Ablösung des unteren Stückes vom Hyomandibulare und der damit verbundene engere Anschluss an den Kiemenapparat, wirken differenzirend auf jenen Skeletttheil. Indem es in die Reihe der Kiemenbogen tritt, geht es eine diesen entsprechende Gliederung ein. Bei allen Haien bildet es nur ein einziges Skelettstück, welches durch seine Anlagerung an die Innenfläche des Unterkiefers keine größere Beweglichkeit empfing, bei den Rochen dagegen in zwei Abschnitte getheilt wird. Sie entsprechen den beiden Mittelstücken der Kiemenbogen, denen sie gleichmäßig angereiht sind. Diese Sonderung besitzen alle Rochen. Sie giebt sich als eine Anpassung zu erkennen, der zufolge das genannte Stück bei seiner allmählich höher emporrückenden Hyomandibularverbindung und der damit verbundenen Trennung vom Unterkiefer nicht mehr mit diesem, sondern mit den Kiemenbogen sich bewegt. Functionell gehörte es diesen ohnehin schon zu, in so fern es einen Theil der Kieme des Zungenbeinbogens trug. Diese musste allmählich ganz auf das untere Stück verlegt werden, sobald dasselbe seine Verbindung mit dem Hyomandibulare durch die Ausbildung des Mandibularfortsatzes höher hinauf gerückt bekam.

Ich leite also die Trennung des unteren Hyoidstückes in zwei Stücke von der Bewegung der Kiemenbogen ab, an denen das Stück theilnehmen muss, und betrachte die bestehende Articulation jener beiden Stücke als das Ergebnis des Anschlusses an die Kiemenbogen. Bei Torpedo sind beide Stücke die einzigen. Narcine scheint das obere Stück nochmals getheilt zu besitzen. Bei Rhynchobatis und Raja ist dem Ende des oberen noch ein kleines Knorpelchen angefügt, welches bei Pristis ansehnlicher erscheint. Diese Knorpelchen müssen mit dem Stadium auftreten, in welchem das obere Stück auch an seiner Befestigungsstelle in gleiche Reihe mit den Kiemenbogen tritt.

Diese Veränderung ruft jedoch noch keineswegs eine völlige Gleichartigkeit hervor, denn es bleiben dem genannten Hyoidstücke immer noch manche Besonderheiten, die es von den Kiemenbogen unterscheiden lassen,

und damit beurkunden, dass es zuvor in einem anderen Verhalten sich befand. Hierher gehört z. B. der Mangel der Muskelgruben, welcher das kiemenbogenartige Hyoidstück der Rochen von den echten Kiemenbogen auszeichnet (!!!).

Es ist interessant zu sehen, wie ein in neue Verhältnisse gelangender Skelettheil die Einrichtungen schon länger in ihren Beziehungen bestehenden Theile annimmt (!!), nachdem er ihnen functionell zuertheilt ward. Die Gliederung der Kiemenbogen der Rochen ist eine ererbte Organisation. Sie kommt den Rochen in wesentlich gleicher Weise zu wie den Haien. Die Gliederung des unteren Zungenbeinstückes der Rochen ist aber nicht von der gemeinsamen Selachierstammform her ererbt worden, denn sie fehlt bei den Haien und zeigt sich selbst bei den Rochen auf verschiedenen Stufen. Wir werden sie demgemäß als innerhalb des Rochenstammes erworben betrachten müssen (!!).

Sie ist also eine neue, gegenüber der früher erworbenen, auf alle Selachier vererbten Gliederung der Kiemenbogen. Durch die neue Gliederung des unteren Zungenbeinstückes verdunkelt sich die Homologie mit dem entsprechenden Theile der Kiemenbogen (!). Die mit dem Emporrücken der Hyomandibularverbindung erfolgte Ausdehnung nach oben hatte hierfür vorbereitet. Das untere Stück des Zungenbeinbogens der Haie konnte dem ventralen Segmente eines Kiemenbogens für homodynam erklärt werden, genau genommen dem unteren Mittelstücke und dem damit verbundenen Copulare. Wenn jener untere Theil des Zungenbeinbogens der Haifische demselben Stück entspricht, das wir bei den Rochen in seiner Ablösung vom Hyomandibulare verfolgten, so ist gewiss, dass auch die den Gliedern eines Kiemenbogens sich ähnlich verhaltenden Producte dieses Stückes in ihrer Summe dem genannten Skelettheile der Haie homolog gelten müssen. Diese Homologie wird trotz des durch Assimilirung entstandenen Scheines einer Homodynamie mit einem Kiemenbogen aufrecht zu erhalten sein (!). Die Homodynamie ist in der That nur eine scheinbare. Man wird zu ihrer Behauptung verleitet (!) sein, wenn man die Kiemenbogen unter sich vergleicht und das Hyomandibulare außer Betracht lässt, man wird sie aber aufgeben, sobald man vom Hyomandibulare, überhaupt vom Zungenbeinbogen seinen Ausgang nimmt. Aus diesem Falle geht die Unzuverlässigkeit der Vergleichung auf Grund der serialen Homologien oder Homodynamien hervor, bei denen der Factor der Assimilirung ungleichartiger Theile selten mit in Rechnung gezogen werden kann.«

Ich fürchte, Andere werden anders und vielleicht richtiger schließen, wenn sie das Hyomandibulare nicht als Theilproduct des Hyoid auffassen.

Nehmen wir als Ausgangspunkt, von dem wir vielleicht zu einer neuen[1] Deutung dieser Verhältnisse gelangen, den Befund bei *Torpedo*, — dem derjenige von *Raja* in allem Wesentlichen gleicht, — so erkennen wir in der von Anfang an auftretenden doppelten Knorpelbildung und in der noch früher zur Erscheinung gelangenden doppelten Musculatur das sicherste Anzeichen, dass wir es hier mit mindestens zwei in einem Visceralbogen vereinigten Segmenten zu thun haben. Das hintere der beiden Segmente wird durch den wirklichen Hyoidbogen dargestellt, mit seiner hinteren Kiemenblattreihe, seiner Arterie, seiner hinteren Vene, deren Quercommissur, dem Antheil an der Thymusabschnürung, den Kiemenstrahlen und der ganzen ventralen, medialen und dorsalen Musculatur, — ja bei *Torpedo* speciell noch durch die Umwandlung des einen Stückes des Constrictor superficialis in den vordersten, vom Facialis innervirten Abschnitt des elektrischen Organs. Alles dies gehört dem eigentlichen Hyoidbogen an.

Eine vordere Vene existirt weder vor dem eigentlichen Hyoidknorpel, noch vor dem Hyomandibulare, so ist denn auch die Venenquercommissur nicht im Stande, wie bei den übrigen Kiemenbogen, das Blut der hinteren Vene in eine vordere zu ergießen. Merkwürdigerweise existirt auch keine vordere Kiemenblattreihe für das Hyomandibulare, resp. was auf dasselbe herauskommt, es giebt keine Kiemenblattreihe an der Hinterwand des Spritzloches. Diese Venen sind aber durchaus an die Existenz der ihnen zugehörigen Kiemenblättchen gebunden: schwinden diese, so schwinden auch die Venen.

Oben habe ich aber einen rudimentären zweiten Arterienstamm beschrieben, welcher parallel der eigentlichen Hyoidarterie verläuft und eine Zahl von Ästen in das Gewebe des Gesammthyoidbogens abgiebt. Die Lagerung dieser Arterie v o r dem eigentlichen Hyoidmuskel beweist, dass sie einem vor ihm liegenden Bogen zukam: und so gewinnen wir eine neue Instanz für die Annahme, dass im Hyoidbogen von Hause aus mindestens z w e i Visceralbogen enthalten sind. Die Quercommissur der hinteren Hyoidvene kreuzt aber auch diese rudimentäre Arterie; ihr Verlauf ist darum auch so sehr viel länger als der der an-

---

[1] Es ist übrigens nicht zum ersten Male, dass gegen diese Deutung der Hyoidbogenverhältnisse Widerspruch erhoben wird; schon Dr. Van Wijhe (»Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*«, Niederl. Archiv f. Zoolog. V p. 313ff.) hat sehr gegründete Einwürfe gemacht, wobei er sich zunächst auf die Nerven stützt, aber auch die Beobachtungen Parker's über die Entstehung des Hyomandibulare der Rochen mit Recht als unvereinbar mit Gegenbaur's Auffassung anführt.

deren Quercommissuren an den hinteren Visceralbogen: auch hieraus scheint zu folgen, dass sie eine andere vor ihr liegende Quercommissur in sich aufgenommen hat. Dass sie ferner ihr Blut direct in die Spritzlocharterie ergießt, ist wiederum ein anomaler Zustand, — so deutet eben Alles darauf hin, dass im Hyoidbogen nicht bloß die Knorpel Veränderungen erlitten haben, sondern alle übrigen Componenten gleichfalls.

Alles dieses veranlasst uns eine den GEGENBAUR'schen Deductionen entgegengesetzte Deutung vorzunehmen, und statt den Befund bei den Rochen als »Differenzirung« einer ursprünglich bei den Notidaniden einfacheren Anlage anzusehen, vielmehr den Thatbestand bei den Rochen als das Ursprünglichere, die Verhältnisse bei den Haifischen als das Abgeleitete, also Vereinfachte, Reducirtere in Anspruch zu nehmen. Dazu würde auch GEGENBAUR gezwungen gewesen sein, wenn er nicht selbst sich in Widersprüche verwickelt hätte. Beschreibt er doch von dem Hyomandibulare der Haie Knorpelstrahlen, welche diesem Skeletttheil in normaler Weise am hinteren Rande angefügt sind. Nachher bei den Rochen trägt aber das Hyomandibulare keine Kiemenstrahlen mehr, was auch begreiflich ist, wenn es nämlich, wie GEGENBAUR will, zum größten Theile nur den vergrößerten Mandibularfortsatz der Haie vorstellt; denn dieser Mandibularfortsatz trägt eben niemals Knorpelstrahlen. Man sollte nun erwarten, dass in der dorsalen Abtheilung des Hyoidbogens der Rochen zufolge des Abortirens des Körpers des Hyomandibulare und der massigen Ausbildung des Mandibularfortsatzes keine Knorpelstrahlen mehr existirten: statt dessen finden sich eine beträchtliche Zahl vor (Fig. 6 *d*), und noch dazu sind sie dorsal von der venösen Quercommissur gelagert. Hätte GEGENBAUR diesen Umstand berücksichtigt, so würde er nicht von einem Herabrücken des Hyomandibulare und einem Heraufrücken des vermeintlichen unteren Zungenbeinstückes gesprochen haben. Er würde dann auch bewahrt geblieben sein vor der Vertheidigung der höchst bedenklichen Maxime, »dass ein in neue Verhältnisse gelangender Skeletttheil die Einrichtungen der schon länger in ihren Beziehungen bestehenden Theile annimmt, nachdem er ihnen functionell zuertheilt ward«. Die Billigung und Anwendung dieses Lehrsatzes würde der Morphologie unsägliche Verwirrung bereiten, ihr ganzes Gefüge geradezu aus den Angeln heben.

Ist aber ein Process, wie der von GEGENBAUR angenommene, überhaupt möglich? Kann ein Knorpel, der durch seine Beziehungen zunächst zur Musculatur, dann aber zu vielen Nerven, Blutgefäßen und anderen Knorpeln gebunden ist, ohne Weiteres aus diesen Beziehungen heraustreten und andere eingehen? Jeder wird antworten: Nein, und GEGENBAUR

selbst wird dasselbe sagen. Man wird verlangen müssen, diesen Process Stufe für Stufe verfolgen zu können, durch alle Mittelzustände, welche zwischen angenommenem Ausgangs- und wirklichem Endpunkte mitten inne liegen. GEGENBAUR selbst scheint auch etwas derart unternommen zu haben durch die Auseinandersetzung, die ich oben abdruckte. Aber entspricht dieselbe dem Postulat? Deutet sie uns an, wie es wohl zugegangen sein mag, dass der Kieferbogen sich an das untere Ende des oberen Mittelstückes des Hyoidbogens durch Bandmasse sich befestigte? Wie er dazu kam, die doch damals höchst wahrscheinlich weiter nach unten reichende Spritzlochspalte zu überbrücken oder aber sie zu verdrängen? Oder, wenn GEGENBAUR etwa der Meinung ist, die Spritzlochspalte sei damals schon verkürzt gewesen, giebt er dafür irgend einen Grund an? Und wenn wirklich der Kieferapparat durch einstweilen unaufgeklärte Weise sich an einen Knorpel des Hyoidbogens anheftete, wie kommt es, dass dieser Knorpel sich nun ohne Weiteres aus all' seinen alten Beziehungen löst? Warum soll er sich so außerordentlich verlängern und verbreitern? Welche Einflüsse sollen das hervorbringen? Eine Muskelverbindung zwischen Kiefern und Hyomandibulare existirt nicht, sie kann also nicht die Vergrößerung des letzteren herbeigeführt haben, es kann das nur durch die ursprüngliche Musculatur geschehen sein, welche das Hyomandibulare an den Schädel bindet, wie die M. interarcuales die Basalia und die oberen Enden der Mittelstücke unter einander und mit dem Achsenskelett verbinden, um Gegengewicht gegen die Actionen der Adductores und der Constrictores zu leisten.

Dieser Muskel — GEGENBAUR nennt ihn mit Recht den Hebemuskel — muss aber doch von Hause aus in ähnlichen Beziehungen gedacht werden, wie seine hinter ihm liegenden Kameraden. Er wird also ursprünglich auch den Hyoidbogen nicht nur mit dem Schädel, sondern auch mit dem hinter ihm liegenden ersten Kiemenbogen und mit dem vor ihm liegend gedachten Kieferbogen verbunden haben. Das aber setzt voraus, dass der Kieferbogen, wie es auch GEGENBAUR glaubt, einstens mit seinem Basale, oder dem entsprechenden noch ungetheilten Mittelstück in ähnlicher Lage gewesen sei, wie die Kiemenbogen. Dann würde aber das ethmoidale Ende des Oberkiefers unter das Occipitale oder meinethalb das Basale gerathen sein, und der Hebemuskel des Palato-Quadratum hätte sich von diesem an die vordersten Abschnitte des Maxillare begeben müssen. In der That geht aber der Levator maxillae superioris bei allen Selachiern an den inneren Rand des Quadratum, und hebt dieses, nicht seine vordere Verlängerung, das

vermeintliche Palatinum. Wie erklärt Gegenbaur dann wieder diese Verlegung der Insertion? Er sagt l. c. p. 236:

»*Das gesammte Bogensystem des secundären Visceralskelettes erscheint als ein Sonderungsproduct aus einem ursprünglich gleichartigen Zustande seiner Folgestücke. Entweder alle Bogen, was jedoch nicht erweisbar ist* — (die Lippenknorpel sind damit gemeint) — *oder doch die meisten, was bewiesen werden kann, tragen Kiemen. Die Gleichartigkeit der Function lässt auf gleichartiges morphologisches Verhalten schließen.*

Der erste der kiementragenden Bogen trat sehr frühzeitig aus dieser Thätigkeit, seine Glieder bildeten sich zu den Kieferstücken um, auf deren Rändern der Integumentüberzug seine Hartgebilde zu voluminöseren aber die ursprüngliche Textur im Wesentlichen beibehaltenden Bildungen, den Zähnen, umgestaltete. Diese Umwandlung eines Visceralbogens in den Kieferbogen kann nicht ohne entsprechende Veränderungen der bezüglichen Weichtheile, vorzüglich der Musculatur, gedacht werden. Dadurch vergrößert sich das Gesammtvolum des Bogens und wirkt hemmend auf das Fortbestehen der hinter ihm gelegenen Kiemenspalte, deren unterer Abschnitt sich schließt. Nur der obere Abschnitt jener ersten Kiemenspalte erhält sich und wird als Spritzlochcanal vererbt, dessen respiratorische Bedeutung verloren geht. Das Kiemenrudiment geht in die Pseudobranchie über. Da bei Embryonen nur das allerdings sehr große Spritzloch und nicht eine längs des ganzen Hinterrandes des Unterkiefers sich erstreckende Kiemenspalte angelegt wird, muss geschlossen werden, dass die Obliteration des unteren Abschnittes der Spalte sich sehr frühzeitig einleitete. Dass die Ausdehnung bestand beweisen die Radienrudimente am Unterkiefer. Der vierte primitive Visceralbogen verliert zwar seine Beziehung zu den Kiemen nicht ganz, aber sein oberes Stück gewinnt Verbindungen mit dem Kieferbogen, wie auch das untere Glied durch mächtigere Ausbildung der Copula in geänderte Verhältnisse tritt. Die übernommenen Leistungen sind mannigfache, da aber die Copula die Stütze der Zunge abgiebt, so wird der Bogen als Hyoidbogen unterschieden.«

Wir erfahren also nur sehr unbestimmte Allgemeinheiten. »Der erste Bogen trat sehr frühzeitig aus dieser Thätigkeit, seine Glieder bildeten sich zu den Kiefern um.« Ja, wie machte er das denn? Was für Verhältnisse riefen diese Umbildung hervor? Ich will davon nicht reden, dass Gegenbaur die vor ihm liegenden sog. Lippenknorpelbogen einfach zu Grunde gehen lässt, später hat er diesen Knorpeln eben eine andere Deutung gegeben; aber ich frage, in welcher Weise soll man sich den Mund denken, ehe er Kiefer besaß; und worin be-

standen die veränderten Verhältnisse, welche einen Kiemenbogen plötzlich dazu bestimmten, Kieferbogen zu werden? Wir müssen diese Frage stellen, denn in dieser Umwandlung des Kieferbogens wird das Primum movens für die Umwandlung auch des Hyoidbogens gesucht, der uns hier beschäftigt. Dehnte sich der Darm früher weiter nach vorn aus, ehe der Kieferbogen Kieferbogen ward? Was für Mittel besaß er denn für die Zerkleinerung der Nahrung? Ist GEGENBAUR derselben Meinung wie BALFOUR, dass die Vorfahren der Fische ein Saugmaul hatten[1]? Wovon nährten sie sich denn? Vom Blut anderer Thiere? Leider wissen wir nichts davon, welche anderen Thiere so massenhaft in jenen Urzeiten herumschwammen, um so große Geschöpfe, wie die Vorfahren der Haifische, zu ernähren. Was wir aber heute von Mundtheilen saugender Thiere kennen, lässt sich fast Alles auf Umwandlung solcher mit ursprünglich beißenden Mundtheilen zurückführen. Wenn aber die Vorfahren der Selachier beißende Mundtheile hatten, wo saßen die? Die heutige Constitution des Darmes lässt keine Spur irgend eines Kaumagens etc. bei den Fischen erkennen — und die Embryologie lehrt auch nichts davon, dass jemals einer bestanden habe. Andererseits ist es klar, dass Thiere, welche ein Achsenskelett, ein Primordialcranium, obere und untere Bogen und all die entsprechende Musculatur besaßen, schon recht ansehnliche Größe haben mussten, und also große Ansprüche an Ernährung machten. Will man aber lieber sich Miniatur-Wirbelthiere vorstellen, so tritt die Schwierigkeit auf, durch welche Mittel es diese kleinen Thiere dazu brachten, die dominirende Classe im Meere zu werden. Wir haben heut zu Tage Copepoden, Pteropoden, Medusen etc. etc. im Meere, aber Niemand wird erwarten, dass aus ihnen Rassen sich herausbilden könnten, welche die Fische zu verdrängen im Stande seien. Es muss also sehr harmlos im Meere zugegangen sein, ehe die Selachiervorfahren Kiefern entwickelten, oder aber sie besaßen Kiefer und Zähne vor den Kiemenbogen, von denen heute keine Spur mehr vorhanden ist, und auch keine Andeutung in der Entwicklung mehr geschieht, so dass ihre Annahme in der That in der Luft schwebt.

GEGENBAUR sagt aber, die Umwandlung des betreffenden Kiemenbogens sei sehr frühzeitig erfolgt. Es ist wohl nicht unbescheiden, zu

[1] In einer späteren Studie werde ich den Nachweis liefern, dass die Saugnäpfe der Amphibien, das Saugmaul der Cyclostomen, die Haftorgane des *Lepidosteus* und die der Ascidien aus sehr verschiedenen Organen hervorgegangen sind, also schwerlich Beweiskraft für die auch an sich schon sehr unwahrscheinliche Theorie des primitiven Saugmauls der Vertebraten besitzen.

fragen, woher er das weiß? Er fügt bei, dass sie sich nicht ohne entsprechende Umbildung der bezüglichen Weichtheile, vorzüglich der Musculatur, denken lassen. Das ist natürlich, obwohl es manchmal den Anschein gewinnt, als ob im »Kopfskelett der Selachier« die Knorpel selbständige Evolutionen ausführten. Aber welche Veränderungen waren das? Dieselben uns anzudeuten, darauf kam eben Alles an. Wir sahen, dass der Levator maxillae superioris an der Stelle des Schädels ruhig sitzen blieb, wo die seriale Homologie der Muskelbogen oder Muskelsegmente ihn von Haus aus vermuthen ließ, dass aber seine Insertion, die am dorsalen Theile des Kieferbogens hätte erfolgen müssen, an der Innenseite des untersten Theiles des oberen Mittelstückes, nämlich des Quadratum, erfolgt. An dieser Stelle sollte der Adductor mandibulae sich inseriren, aber wir finden den sog. Adductor mandibulae auf der äußeren Seite der Kiefer in einer Lagerung, die keine Spur davon zeigt, dass er jemals auf der inneren Seite gelegen haben könne. Wir werden auch gleich aus der Embryologie lernen, dass ein Adductor mandibulae s. maxillae eben so wenig zur Ausbildung kommt, wie der Adductor hyoideus. Wenn dies also eine »Veränderung der bezügl. Weichtheile, vorzüglich der Musculatur« bildet, so müssen wir Auskunft darüber verlangen, wesshalb sie gerade in dieser Weise sich gemacht hat, denn offenbar war sie das Prius, nicht das Posterius zur Umwandlung der Knorpelbogen.

Gegenbaur schiebt aber diesen supponirten Umwandlungen des Kieferbogens die Schuld zu, den Hyoidbogen aus seiner ursprünglichen Gestalt und Lage verdrängt zu haben, nachdem sie erst die Spritzlochspalte reducirt hatten. Warum die Spritzlochspalte nicht ruhig in ihrer alten Ausdehnung beharrte, erfährt man freilich nicht, nur das Factum wird, mit anscheinendem Recht, behauptet.

Was aber hat der Kieferbogen mit dem Hyoidbogen zu schaffen? Da kommt nun die ganze »Aufhängetheorie« am Kieferstiel zum Vorschein. Der Kieferbogen musste »aufgehängt« werden. Warum? Weil er seine ursprüngliche Verbindung mit dem Cranium verloren hatte. Mit dieser »ursprünglichen« Verbindung hat es freilich wieder seine eigene Bewandtnis. Es ist zweifelhaft geblieben, wo die eigentlich stattgefunden hat. Gegenbaur sucht sie nicht an dem vordersten Stück des Palatinum, sondern an einem Fortsatz des Quadratum der Notidaniden, der sich mit dem Postorbitalfortsatz des Cranium gelenkig in Beziehung setzt. Jene Verbindung des Palatinum — das Palato-Basalgelenk — wird verworfen, weil die embryonale Entwicklung erweise, dass das Palatinum erst nach dem Quadratum entstehe, eine »ontogenetisch sehr

spät entwickelte« Bildung sei. Eine Verbindung mit dem Cranium überhaupt war aber der ganzen Achsenskelett- und Bogentheorie zufolge nöthig. Warum aber dieser Theil des Quadratum nun nicht den Ansatzpunkt des Levator maxillae superioris abgiebt, wird nicht gesagt. Gegenbaur stützt sich auf einen Befund an Embryonen des *Acanthias*, wonach das Quadratum viel früher angelegt werde, als das Palatinum. Das ist ganz richtig, wie denn auch die Mittelstücke der Kiemenbogen eher differenzirt werden, als die Basalia und Copularia; in anderer Weise sehe ich aber in den Embryonen von *Pristiurus Scyllium*, *Mustelus*, *Raja*, *Torpedo* nichts, was diese Theorie von der »ontogenetisch sehr spät entwickelten Bildung« des Palatinum unterstützen könnte. Der Oberkiefer legt sich vielmehr genau so an, wie der Unterkiefer, und wächst, wie alle Kiemenbogen, von der Mitte nach seinem Ende zu, ob ventral oder dorsal ist einerlei[1]; ich kann

[1] Der Name Palato-Quadratum, den Huxley und Gegenbaur für den Oberkiefer eingeführt haben, ist keine glückliche Neuerung, obschon es sehr verzeihlich ist, dass man ihn wählte. Er stammt aus der Osteologie der Knochenfische. Bei den erwachsenen Teleostiern findet sich über der Einlenkung des Unterkiefers ein etwas dreieckig geformter Knochen, welcher als Quadratum bezeichnet wird, weil man ihn für homolog mit dem gleichnamigen Knochen des Säugethierschädels hält. Das Quadratum grenzt unten und hinten an das Symplecticum, oben an das Metapterygoid, vorn an das Palatinum, das Ecto- und Entopterygoid. Das Symplecticum soll den unteren Belegknochen des ursprünglichen Hyomandibulare vorstellen.

Es ist begreiflich, dass eine Terminologie, die von einem Typus entnommen ist, in dem primäre und secundäre Knochen gemischt auftreten, nicht ohne Weiteres auf einen Typus übertragen werden darf, welcher es bei den ursprünglichen Knorpeln bewenden lässt. Dass man es doch gethan, hat eben eine Reihe von Missgriffen zur Folge.

Späteren ausführlichen Mittheilungen vorgreifend, will ich aus meinen Untersuchungen über die Bildung des Kieferapparates der Teleostier das Nachfolgende hier anführen.

An der Bildung des gesammten Apparates nehmen fünf gesonderte Visceralbogen Theil, denen ich gleich die bei den Selachiern gebräuchlichen Namen geben will: 1. Oberkiefer (Maxilla); 2. Unterkiefer (Mandibula); 3. Spritzlochknorpel (Spiraculare; diesen Namen werde ich in einer späteren Studie rechtfertigen); 4. Kieferstiel (Hyomandibulare); 5. Zungenbein (Hyoid).

Die Lage des Unterkiefers ist am genauesten gekannt, ich gehe darum von ihr aus und lasse die Übrigen sich daran schließen. Spritzlochknorpel und Hyomandibulare sind schräg von dem proximalen Ende des Unterkiefers nach oben gegen die Oberblase gerichtet. Das Hyomandibulare liegt höher hinauf und zugleich analwärts vom Spritzlochknorpel, letzterer reicht tiefer hinab, und er ist es, nicht das Hyomandibulare, welcher mit dem Unterkiefer articulirt. Nach oben reicht er bis über die Spritzlocharterie, welche das Hyomandibulare außen kreuzt und zwischen Spritzlochknorpel und Hyomandibulare in die Tiefe steigt, um die Gefäße der Pseudobranchie abzugeben, die, wie ich

desshalb die Auffassung GEGENBAUR's von dem ursprünglichen Zusammenhang des Quadratum mit dem Cranium für nicht begründet halten, um so weniger, als sie sich nur noch bei den Notidaniden finden soll, und diese, was auch GEGENBAUR davon denken mag, sehr wesentliche Umgestaltungen in ihrem ganzen Kieferapparat, gegenüber den anderen Haien, und vor Allem gegenüber den Rochen erlitten haben. Dass sie 6 resp. 7 volle Kiemenspalten bewahrt haben, ist zwar gewiss ein Zeichen archaistischer Natur — aber es beweist nicht entfernt, dass nicht andere Bildungen ihres Körpers stärkere Veränderungen durchgemacht haben könnten, als bei anderen Selachiern.

Wenn man also die Spitze des sog. Palatinum als die dorsal höchste Region des Kieferbogens betrachten darf, so fragt man wieder, wesshalb sie so weit nach vorn gerathen sei, resp. nach unten, während doch die Basalia der übrigen Kiemenbogen nach oben und hinten sich biegen. Eine Antwort erhält man nur durch den sehr vagen Hinweis auf »Anpassung«. Aber durch diese Abweichung des Palatinum gerieth das Quadratum in die Nähe des Hyomandibulare, und nun also, da ja sonst der Kieferbogen in der Luft geschwebt hätte, erfolgt eine Verbindung mit dem oberen Mittelstück des Hyoidbogens. Es ist freilich noch nachzuweisen, wie diese Berührung sich gemacht habe, aber wenn wir annehmen, dass hier in der That eine Kiemenspalte ausgefallen sei, dass die zu ihren beiden, sie begrenzenden Bogen gehörigen Portionen des Constrictor superficialis verschmolzen seien — obschon eine entsprechende

---

schon früher hervorhob, zweifellos homolog mit der Spritzlochkieme der Selachier und Ganoiden, und nicht mit deren Kiemendeckelkieme ist. Der Spritzlochknorpel der Teleostier ist anfänglich ein einfacher Knorpelstab, ohne jede Verbreiterung. Bald nach seiner Anlage erfährt er aber eine Complication an seinem unteren, vorderen und inneren Theil durch die Anlagerung des Oberkieferknorpels. Diese Anlagerung ist so nah, dass eine Ankylose entsteht, und, obschon die Regelmäßigkeit der Knorpelzellen des ursprünglichen Spritzlochknorpels noch lange ungetrübt bleibt, so wird doch in späteren Stadien die Verbindung beider Knorpel so intim, dass man sie leicht für einen Knorpel ansieht.

Im knorpligen Zustande also trägt der Spritzlochknorpel sowohl den Unterkiefer wie den Oberkiefer; seinerseits legt er sich aber dicht an das Hyomandibulare an, welches wiederum das Hyoid trägt.

Will man nun diesem Complex von ursprünglichen knorpligen Visceralbogen Namen beilegen, die von den Knochen herstammen, so mag man das versuchen; man wird aber zu Unzuträglichkeiten gelangen, da die Knochen nicht den Knorpeln genau entsprechen. Man könnte den Spritzlochknorpel eben so gut Quadratum, wie Symplecticum nennen: besser ist es also, ihm den provisorischen Namen Spritzlochknorpel zu lassen, der wenigstens seine morphologischen Beziehungen andeutet. Und damit fällt auch das Recht, den Oberkiefer der Selachier Palato-Quadratum zu nennen.

Fascie fehlt — so können wir es doch einmal vor der Hand für möglich halten.

Nun beginnt also durch die Bandverbindung des Unterkiefers mit dem Hyomandibulare ein neuer Zug auf diesen Skelettheil zu wirken. Was wird die Folge sein? Zunächst wird die Musculatur, die ihn stützte, sich verstärken müssen; eben sowohl der Constrictor, als vor allen Dingen der Adductor und die Interarcuales müssten sich steigern. Statt dessen aber fällt der Adductor aus, die Interarcuales sind unbedeutend, wenn sie überhaupt noch in einigen Bündeln wieder zu erkennen sind; und es erlangen die proximalen dorsalen Partien des Interbranchialis eine außerordentliche Entfaltung, bilden den sog. Hebemuskel des Hyomandibulare, und veranlassen die mächtigere Ausbildung des Knorpels.

Dieser Knorpel soll aber, nach Gegenbaur'scher Auffassung nur in seinem untersten Stück wachsen, in dem Mandibularfortsatz. Es ist dies Wachsthum, welches »compensativ« die Reduction des eigentlichen Körpers des Hyomandibulare nach sich ziehen soll. Der Körper des Hyomandibulare trug aber normalerweise Kiemenstrahlen, und trägt sie bei allen Haien. Seine vermeintliche Reduction zu Gunsten des Mandibularfortsatzes bei den Rochen soll aber zur Folge haben, dass nicht nur der Körper des Hyomandibulare, sondern auch die Kiemenstrahlen fortfallen, und dass eine totale Scheidung des oberen Hyoidbogentheils, also des zum Mandibularfortsatz umgewandelten Hyomandibulare und des unteren, des bei den Rochen allein noch Kiemenstrahlen führenden Abschnittes zu Stande kommt. Warum aber, fragt man, konnten die Kiemenstrahlen nicht bei den Rochen eben so gut erhalten bleiben, wie bei den Haien? Der Hebemuskel hebt das Hyomandibulare der Haie doch so gut, wie das der Rochen, wenn also die ersteren Kiemenstrahlen behielten, warum nicht die zweiten?

Nun finden sich aber noch dazu wie am ventralen so am dorsalen Theil des Hyoidbogens Kiemenstrahlen. Wie erklärt sich das?

»*Nimmt man am Hyomandibulare eine Vergrößerung des Mandibularfortsatzes an, so wird das untere Hyoidstück an dem hinteren Rande des Hyomandibulare in demselben Maße emporrücken, als jener Fortsatz sich ausgedehnt hat. Erfährt der Fortsatz eine mit dem Hauptstücke gleichartige Umbildung, so wird er um so mehr als das eigentliche untere Ende des Hyomandibulare erscheinen, als das untere Stück des Zungenbeinbogens eine dem Hyomandibulare ungleichartige Richtung der Differenzirung eingeschlagen hat.*«

Dieser Satz ist mir unverständlich geblieben, so oft ich auch

versuchte, mir die Meinung Gegenbaur's klar zu machen. Das ist um so bedauerlicher, als gerade auf diesen Satz Alles anzukommen scheint, da von ihm aus das Verständnis dieses Knorpels bei den Rochen gewonnen werden soll.

Denn l. c. p. 176 heißt es: »*Die Gliederung der Kiemenbogen der Rochen ist eine ererbte Organisation. Sie kommt den Rochen in wesentlich gleicher Weise wie den Haien zu. Die Gliederung des unteren Zungenbeinstückes der Rochen ist aber nicht von der gemeinsamen Selachier-Stammform her ererbt worden, denn sie fehlt bei den Haien und zeigt sich selbst bei den Rochen auf verschiedenen Stufen. Wir werden sie demgemäß als innerhalb des Rochenstammes erworben betrachten müssen.*«

Dass Gegenbaur nicht gefühlt hat, in welche Widersprüche er sich verwickelt durch solche Behauptungen, ist schwer begreiflich. Wenn die Theilung des Hyoidbogens in Hyomandibulare und wirkliches Hyoid erst bei den Rochen vor sich gegangen sein soll, während die Haie davon nichts zeigen, wenn aber andererseits l. c. p. 175 behauptet wird, dass »mit Bezug auf die Verbindung des Hyoidstückes mit dem primitiven Hyomandibulare die Verhältnisse der Teleostier und Ganoiden in die bei den Rochen gegebenen Zustände sich einreihen«, so folgt daraus, dass Ganoiden und Teleostier sich von den Rochen herleiten, nicht von den Haien oder den gemeinsamen Vorfahren beider — eine Folgerung, die man nur anzudeuten braucht, um ihre Unwahrscheinlichkeit sofort einzusehen. Auf p. 184 u. 185 bemüht sich Gegenbaur, die Verschiedenheit der Hyoidbildungen der Haie und Rochen durch die Ausdehnung der Brustflossen der letzteren zu erklären, und die Ausdehnung des mit dem Unterkiefer in Verbindung getretenen Hyomandibularstückes auf die Querstellung der Kiefer zurückzuführen. Die Horizontalstellung derselben soll dann wieder das Emporrücken des unteren Hyoidstückes verursacht haben etc. — kurz und gut, es werden Folgerungen über Folgerungen gebaut, von denen eine immer beweisloser ist als die andere, und dies Alles einer sehr verbreiteten, aber wie mir scheint verfehlten Vorstellung zu Liebe, welche sich von Anbeginn der eigentlichen vergleichenden Anatomie her durch alle Hand- und Lehrbücher, durch alle Monographien und »Beiträge etc.« hindurchzieht, dass nämlich das Skelett der Wirbelthiere die sicherste Grundlage für eine einheitliche Auffassung abgäbe, dass in dem sog. Achsenskelett der feste Halt gegeben sei, von dem aus alle einzelnen Aus- und Umbildungen zu verfolgen seien, während »die Weichtheile« sich diesen Umformungen »anschließen«.

Wie diese Vorstellung entstand und wachsen konnte, das begreift sich vielleicht, wenn man bedenkt, dass die vergl. Anatomie im Wesentlichen entstanden ist durch die Betrachtung der Fossilien; die fossilen Reste der Wirbelthiere sind Knochen und Zähne, aus ihnen allein ist man im Stande gewesen, vorweltliche Thiere zu reconstruiren. Skelette ließen sich überdies dauernd bewahren und ohne Hilfe verwickelter mikroskopischer Untersuchungsmethoden beschreiben, und so bildete sich die vergleichende Anatomie zum Theil aus dem Bestreben, einzelne Knochen fossiler Natur zu einem ganzen Thiere zu reconstruiren. Es ist nicht wunderbar, dass eine an sich höchst bedeutende und große geistige Fähigkeiten beanspruchende Disciplin dieselben Mittel und Wege, auf denen es gelang, so bedeutende Werke, wie Cuvier's Ossemens fossiles zu schaffen, auch weiterhin benutzte, um neue Räthsel zu lösen und über die ursprünglichen Ziele hinaus liegende Aufgaben zu bewältigen. Sie hat auch hervorragende Leistungen zu Stande gebracht, wo sie sich instinctiv in den Grenzen hielt, die ihr zukamen; aber für die modernen genealogischen Probleme reicht diese Methode nicht mehr hin und muss einer anderen weichen.

Ich habe in der »Einleitung« zur IV. Studie (diese Zeitschr. Bd. V p. 102) hervorgehoben, welche Ausdehnung eine wirklich reformatorische Arbeit auf dem Gebiet der Wirbelthier-Morphologie annehmen muss, wie Organ für Organ zu behandeln ist, und wie dabei aus jedem einzelnen Organ nicht nur für dieses selbst, sondern auch für alle anderen Aufklärung, resp. neue Probleme quellen. Ich kann daher um so weniger in die Illusion gerathen, als seien mit Erörterungen, wie die vorstehenden, alle Fragen erschöpft, welche die Kiefer und den Zungenbeinbogen betreffen, behalte mir vielmehr ausdrücklich vor, auf diese Bildungen von Neuem zurückzukommen, wenn ich eben sowohl andere Organe des Selachierkörpers, als auch dieselben Organe der Teleostier, Ganoiden, Amphibien, Cyclostomen etc. in den sich immer weiter spannenden Kreis meiner Erörterungen ziehen werde. Diese »Studien« sind — ich kann das nicht oft genug wiederholen — nur eine Art »Vorläufiger Mittheilungen«, in denen ich freilich nicht von der Sucht geplagt erscheinen möchte, mir das Eigenthumsrecht zufällig gemachter Beobachtungen zu sichern, sondern die als »Vorläufer« einer umfassenden Darstellung der Fabrik und Genese des ganzen wunderbaren Gefüges des Wirbelthierorganismus in seiner auf- und absteigenden Entwicklung gelten sollen, wie sie sich mir als Resultat vieljährigen Nachdenkens und Forschens gezeigt hat.

Ich binde mich darum auch nicht an irgend welche positive Deu-

tung der hier behandelten Verhältnisse: die Schwierigkeit ist so groß, dass noch viel angestrengte und vorsichtigste Forschung erforderlich ist, ehe die wirkliche Constitution des Kiefer- und Hyoidapparates erkannt werden wird. Mir reicht es an dieser Stelle aus, die Illusion bekämpft zu haben, als wüssten wir bereits das, was wir suchen, und als wäre irgend eine der existirenden Auffassungen im Stande, uns von den weit zurückliegenden Vorgängen Rechenschaft zu geben, welche den Wirbelthiermund in seiner heutigen Composition zu Stande gebracht haben.

Ich fahre desshalb auch unbeirrt fort, die herrschenden Deutungen weiterer Kritik zu unterwerfen und wende mich jetzt zur

6. Entstehung des Spritzlochknorpels.

»*Über die Verhältnisse des Knorpels bei den Rochen hat zuerst Henle (Narcine 1834) genauere Thatsachen bekannt gemacht, nachdem ihn Rosenthal von Torpedo abgebildet hatte. J. Müller wies diesen Knorpel in größerer Verbreitung bei den Rochen nach. Stannius gedenkt des Vorkommens desselben bei manchen Haien, z. B. bei Squatina. Die Verschiedenheit der weiter unten zu berücksichtigenden Meinungen hinsichtlich der Deutung dieses Knorpels lassen ihn den in ihren Beziehungen zu anderen Skeletttheilen problematischen Gebilden beizählen.*« (Gegenbaur l. c. p. 197.)

Dieser letzteren Äußerung muss ich mich sogar auch jetzt noch anschließen, trotz Gegenbaur's eigenem Versuch, die Spritzlochknorpel als zum Kieferbogen gehörige Knorpelstrahlen zu betrachten, denn diese Deutung schwebt in der Luft und wird durch die embryologische Untersuchung nicht gestützt.

Nach Gegenbaur (l. c. p. 203) sind die Hauptkriterien, die ihn bei seiner Deutung führen:

»*1) Das Vorkommen mehrerer, einander gleich gestalteter Knorpel bei den Haien; 2) Beziehungen dieses Knorpels zu einer Kieme; 3) Beziehungen derselben zu einem Bogen des Visceralskelettes.*«

Gegenbaur schwächt das erste und zweite Argument gleich selbst ab, indem er darauf hinweist, bei den Notidaniden bestehe zwar eine Spritzlochkieme von ca. 12 Blättchen, aber keine Spritzlochknorpel. Freilich soll es sich da um eine Rückbildung handeln, die allerdings wahrscheinlich ist, aber damit auch das Argument selbst rückbildet. Was dann die Beziehung zu einem Visceralbogen angeht, so sieht Gegenbaur dieselbe in der Anlagerung der betr. Knorpel an das

Quadratum. Aber auch hier muss er gleich wieder Einschränkungen zugeben, da er selbst (p. 200 u. 201) Beziehungen zum Hyomandibulare beschreibt, die freilich durch allerhand andere Annahmen als secundär erworbene ausgegeben werden.

Ich habe diese Knorpel untersucht an *Scyllium canicula* und *catulus*, *Pristiurus*, *Mustelus*, *Raja* und *Torpedo*. Bei all diesen Formen wird der — denn es findet sich von Anfang an immer nur ein einziger — Knorpel als Platte angelegt, welche in der vorderen Wand des Spritzloches sich findet (Fig. 5, 6*a—d Spiraculare*).

Bei *Mustelus* ist der Knorpel klein und unbedeutend, bei *Pristiurus* beträchtlich groß, am größten bei *Raja* und *Torpedo*. Seine Lage ist immer zwischen dem Levator maxillae superioris und der vorderen Wand des Spritzlochsackes. Aber die Lage hat noch eine Eigenthümlichkeit, welche nicht verschwiegen werden darf. Der Knorpel liegt nämlich immer *vor* dem gesammten Blutgefäßapparat der Spritzlochkieme, und unterscheidet sich dadurch sehr wesentlich von den Kiemenstrahlen der übrigen Visceralbogen incl. der Strahlen des Hyoidbogens. Letztere liegen immer so, dass sie die Arterie des betr. Bogens vor sich lassen; die Arterie wird eingefasst von den Kiemenstrahlen und von dem M. interbranchialis des betr. Bogens. Die Arterie der Spritzlochkieme liegt aber hinter dem Knorpel, nicht umgekehrt.

Damit ist also ein Unterschied gegeben, der sich um so weniger wegdeuten lässt, als die embryonale Entstehung keinen Anlass giebt zur Deutung des Spritzlochknorpels als verschmolzener Knorpelradien. Wäre diese Auffassung gegründet, so müsste vor Allem im Embryo ein Vergleichspunkt mit den übrigen Kiemenstrahlen gefunden werden; ganz im Gegentheil aber findet sich ein beträchtlicher Unterschied. Gegenbaur sagt p. 203: »*Die Spritzlochknorpel bei Centrophorus, Acanthias und Scymnus stellen sich als Kiemenstrahlen dar. Obgleich sie nicht alle unmittelbar dem Kieferbogen aufsitzen, so sind sie ihm doch nahe genug gelagert, um in Beziehung zu ihm erkannt zu werden. Wenn eine geringere Ausbildung der Radien bei vielen Haien selbst an den fungirenden Kiemenbogen vorkommt, so ist um so mehr für eine rückgebildete Kieme eine Rückbildung der Radien zu erwarten. Bei den übrigen Haien mit Spritzlöchern tritt eine bedeutendere Reduction auf, da nur ein einziger, in seiner Form verschiedenartig modificirter Knorpel fortbesteht. Mit den einzelnen Strahlen der Spritzlochkieme von Acanthias oder Centrophorus verglichen ist der einzige Radius der anderen Haie vergrößert und aus der schmalen*

Radiengestalt in die Plattenform umgebildet, so dass er derselben Fläche entspricht, die vorher durch mehrere Radien gebildet wurde. Es liegt desshalb der Gedanke an eine Verschmelzung einzelner Radien nahe, allein einer solchen Annahme fehlen die thatsächlichen Grundlagen, so dass ich vorziehe, den einzigen Spritzlochknorpel von Squatina, Scyllium etc. durch Verbreiterung eines einzigen Radius entstanden zu denken. Ein Radius erscheint auf Kosten der anderen vergrößert und nimmt nach gänzlicher Rückbildung der anderen die Stelle derselben ein. Die Form des Spritzlochknorpels bei einigen Haien, z. B. bei Pristiurus, spricht sogar deutlich(?) für die Entstehung aus einem einzigen Strahl. Die bei den Rochen sich findenden Modificationen sind dann aus dieser Knorpelplatte hervorgegangen anzusehen, und nur für die electrischen Rochen bestehen Gründe, die bei ihnen gegebenen Einrichtungen von zwei discret bleibenden Radien abzuleiten.«

Wesshalb mehr »thatsächliche Grundlagen« für die Annahme bestehen sollen, der Spritzlochknorpel sei durch Verbreiterung eines einzigen Knorpelstrahls als durch Verschmelzung mehrerer hervorgegangen zu denken, ist mir unerfindlich. Weder die eine noch die andere Annahme hat »thatsächliche Grundlagen«. Die Thatsachen der embryonalen Entstehung des Spritzlochknorpels stehen allen Vergleichen mit Kiemenstrahlen entgegen (Fig. 5 u. 6 *Spr.*). Der Knorpel verdichtet sich aus dem Mesodermgewebe zu einer Zeit, da bereits alle übrigen Knorpel des Kiemen- und Kieferskelettes angelegt sind; sein Entstehungsort ist sehr weit vom Oberkiefer entfernt, eben so ist er vom Hyomandibulare durch die Spritzlochspalte vollständig getrennt; alle Beziehungen zu diesen beiden Knorpeln sind secundäre. Die sehr verschiedene Größe des Spritzlochknorpels schon im Embryo der einzelnen Selachier, sein Zugrundegehen bei den Notidaniden, deren Embryonen ich mir leider trotz angestrengtester Bemühungen noch immer nicht habe beschaffen können, deuten vielleicht darauf hin, dass es sich um einen Knorpel handelt, dessen Bestehen schon lange nicht mehr essentiell für die Function der Spritzlochkieme ist, seine Lagerung vor der Arterie lässt sogar annehmen, dass er von Hause aus eher mit einem Stücke eines Kiemenbogens selbst zu vergleichen ist, als mit Knorpelstrahlen. Welchen Kiemenbogen er aber eventuell angehört haben mag, bleibt um so mehr zweifelhaft, als die Veränderungen der vordersten Bogen so außerordentliche sind, wie sie selbst durch die Einsicht, der Mund sei aus verschmolzenen Kiemenspalten entstanden und die Hypophysis sei eine aus vorderen Kiemenspalten hervorgegangene Bildung, noch nicht erschöpft und darum auch noch nicht klar begriffen werden können.

Auf p. 31 habe ich in der Anmerkung hervorgehoben, dass ein Homologon des Spritzlochknorpels der Selachier im primitiven Knorpelskelett der Teleostier-Embryonen sich vorfindet: die Beziehungen, die dieser Knorpel zu den Kiefern und zum Hyomandibulare eingeht, schließen die Hypothese GEGENBAUR's um so mehr aus, als bei den Teleostiern in der Spritzlochkieme (Pseudobranchie) eigene Knorpelstrahlen existiren. Doch behalte ich mir vor, diese Verhältnisse in der IX. Studie ausführlicher zu behandeln.

Ich wende mich nun zu einer anderen Reihe von Erscheinungen, welche durch genaues Prüfen der embryonalen Verhältnisse etwas mehr Licht in all diese Fragen werfen können.

7. Entstehung und Bedeutung des sog. M. adductor mandibulae.

Wie schon die Musculatur des Hyoidbogens schwierige und anomale Verhältnisse darbot, so darf man von vorn herein erwarten, dass die Kiefermusculatur noch verwickeltere Beziehungen offenbaren werde — und diese Erwartung täuscht nicht im geringsten. Handelt es sich doch um den größten und stärksten Muskel des ganzen Visceralbogensystems, dem noch dazu eine der wichtigsten Aufgaben der gesammten Musculatur des Haifischkörpers zukommt: für die Erfassung und Zerkleinerung der Nahrung des Thieres zu sorgen.

Die vergl. Anatomie hat diesen Muskel, wie wir oben sahen, als homodynam den Adductores arcuum visceralium betrachtet, die wir oben in ihrer so charakteristischen Entstehungsweise kennen gelernt haben. Die gewaltige Größe des Kaumuskels schien den Vergleich zu erschweren, denn die Adductores arcuum sind winzige Muskeln beim ausgewachsenen Thiere; indess die Umwandlung der Kiemenfunction zur Kaufunction ließ begreiflich erscheinen, dass der kleine Adductor eben allmählich im Anschluss an die neue Dignität sich seiner Rolle gewachsen gezeigt und entsprechende Dimensionen erlangt habe[1]. Auch der nicht minder auffallende Umstand, dass die Insertion der Adductores arcuum immer höchst charakteristisch auf der Innenseite der beiden Mittelstücke der Kiemenbogen und statt an Vorwölbungen des Knorpels

[1] »— Die Volumsverschiedenheit geht aus der Anpassung des Muskels an den zu bewegenden Skeletttheil hervor —« (GEGENBAUR, l. c. p. 210). Mir scheint, als müsste umgedreht geschlossen werden, dass die Größe des Skeletttheils durch den Umfang und die Leistung des Muskels bedingt sei, und beide in gleichen Proportionen sich entwickeln.

vielmehr in Gruben Platz griff, hielt die Deutung nicht auf: die »Anpassung« an die Kaufunction ließ erwarten, dass auch in der Insertion Veränderungen eintreten würden, die schließlich freilich so weit gingen, dass die vermeintliche ursprüngliche Insertion ganz aufgegeben, und der Kaumuskel an den äußeren Flächen statt an den inneren der Kiefer sich festsetzte. Darüber giebt das »Kopfskelett der Selachier« p. 210 lehrreiche Auskunft, ja die Homologisirung des Kaumuskels mit den Adductores arcuum wird für so zweifellos angesehen, dass sie sogar als Beweis für die Homologisirung des sog. Kieferbogens mit den Kiemenbogen ins Feld geführt wird, — woraus sich denn natürlich ein trefflicher Circulus vitiosus ergiebt. Der Monograph der Visceralbogenmusculatur der Selachier, Vetter, schloss sich durchaus den Doctrinen seines Lehrers an (Kiemen- und Kiefermusculatur l. c. 446); wo die übrigen typischen Visceralbogenmuskeln, die M. interbranchiales, der Constrictor etc. geblieben seien, — das ward nicht untersucht.

Die Rechnung ist aber wiederum ohne die Embryologie gemacht worden, — und so stimmt sie denn auch nicht, wie wir jetzt sehen werden.

Auf p. 9 ff. habe ich einige Andeutungen darüber gemacht, wie schwierig die Deutung der Kopfhöhlen mit Bezug auf die aus ihnen resultirenden, gleichwerthigen Muskelpartien sei. So scharfsinnig auch die Auseinandersetzungen sind, welche wir ihrem ersten Entdecker Balfour und den beiden auf ihn folgenden Bearbeitern dieser wichtigen Bildungen, Marshall und Van Wijhe, verdanken, so erschöpfen sie doch bei Weitem weder den beobachtbaren Thatbestand, noch auch den Problemgehalt desselben.

Ich möchte zunächst im Anschluss an Van Wijhe nochmals hervorheben, dass die Visceralbogenhöhlen nicht etwa als ventrale Ausstülpungen der Kopfhöhlen betrachtet werden dürfen; sie sind vielmehr von Anfang an integrale Stücke der Leibeshöhle, welche von sich im Rumpfe die Myotome abschnürt, behufs Bildung der Leibesmusculatur, während ihre ventrale Portion als definitive Leibeshöhle erhalten bleibt und die Wandungen der Peritonealhöhle abgiebt. Wir werden in späteren Erörterungen bei der Darstellung der Entwicklung der Leibes- und Extremitätenmusculatur Kriterien zu gewinnen suchen, um festzustellen, wie weit Van Wijhe Recht hat, wenn er die sog. dorsalen Partien der Kopfhöhlen als den Myotomen (Urwirbeln) serial gleichwerthig erachtet. Hier aber kann ich einer anderen von ihm nachdrücklich hervorgehobenen Thatsache nur vollständig beistimmen, dass die Visceralbogenhöhlen ventral von vorn herein mit der Pericardialhöhle, also dem vordersten Theil der Leibeshöhle, communiciren, in der That also nur die

röhren- oder schlauchartigen seitlichen Fortsetzungen derselben sind, die eben nur durch die Bildung der Kiementaschen aus ihrer Continuität herausgerissen werden.

Ich hebe diesen Umstand darum hervor, weil man sonst leicht verleitet werden könnte, den dorsalen Theilen der Kopfhöhlen eine größere Selbständigkeit zuzumessen, als den ventralen Partien derselben, und die Lagerungsbeziehungen der eigentlichen Visceralbogenhöhlen zu ihren dorsalen Theilen — von VAN WIJHE als Myotome angesehen — zu allerhand Bestimmungen der Zahl und Bedeutung zu benutzen, die ihnen meines Erachtens nicht zukommt. Ganz à priori betrachtet scheint es gar kein Bedenken zu haben, ventrale Ausstülpungen dieser Höhlen sich vorzustellen, denen keine dorsale Bildung mehr entspricht, wie man dorsale annehmen kann, die ohne zugehörige ventrale Abtheilung bestehen. Man braucht sich nur zu denken, dass Organe, denen aus diesen Höhlen Musculatur zu Theil ward, nur noch ventral erhalten geblieben sind, um zu begreifen, dass auch nur noch ventralwärts die betreffenden Muskeln aus irgend einer der Visceralbogenhöhlen, ja meinethalben auch nur aus den Wänden des Pericardiums, sich differenziren, ohne dass dorsalwärts eine Spur hiervon erhalten geblieben. So sehr man bisher auch geneigt und gewohnt gewesen ist, die Zahl der Urwirbel als die Ultima ratio aller von Hause aus segmental angelegten Abschnitte des Wirbelthierkörpers anzusehen, so wird man doch allmählich nicht umhin können, zuzugeben, dass auch ventralwärts Dinge sich zugetragen haben, welche auf die Existenz von Segmenten schließen lassen, denen weder durch Urwirbel noch überhaupt durch irgend welche dorsale Gliederung Rechnung getragen wird. Der Rücken der Wirbelthiere hat eben auch so gewaltige Eingriffe und Veränderungen erlitten, dass seine embryonale Bildung und Composition nicht ohne Weiteres als getreues Abbild seiner ehemaligen Composition zu betrachten ist.

Und gerade bei der Bildung der Kiefermusculatur werden wir auf Verhältnisse geführt, die sich ohne eine solche, durchaus berechtigte Anschauungsweise nicht verstehen lassen würden.

Aus den Arbeiten BALFOUR's, MARSHALL's und VAN WIJHE's ist bekannt, dass die Kieferhöhle die ventrale Verlängerung des zweiten dorsalen Myotoms bildet, wenn ich einstweilen diesen VAN WIJHE'schen Ausdruck beibehalten darf. Dieses zweite Myotom zeichnet sich vor allen übrigen durch ganz besondere Größe aus. Es zeigt sich aber noch eine andere Eigenthümlichkeit, auf die VAN WIJHE kurz hingewiesen hat: es wird von dem Trigeminus-Stamm gekreuzt. Ich finde, dass

diese Kreuzung zur Folge hat, einen hinteren Theil von einem größeren vorderen abzuschnüren. Was dieser Vorgang zu bedeuten hat, lasse ich dahingestellt sein. Später erkennt man deutlich, wie der dorsale Theil dieser Höhle oder dieses Myotomes — ich lasse wiederum dahingestellt, ob diese Benennung zutrifft — sich nach vorn begiebt und aus sich den M. obliquus superior des Augapfels hervorgehen lässt. Davon indess werden wir später genauer handeln.

An dieser Stelle interessirt uns vielmehr die ventrale Partie, die eigentliche Kieferhöhle. Ich erwähnte schon oben, p. 11, wie merkwürdige Complicationen und Varianten an diesem Theil vorkommen. Es ist schwer, diesen Verhältnissen durch Beschreibung beizukommen — es ist aber fast eben so schwer, sie durch Abbildungen zu erläutern. Gegenüber den anderen Kiemenhöhlen zeichnet sich die Kieferhöhle durch bedeutendere Breite und durch allerhand Biegungen und kurze Ausstülpungen aus.

Wenn sie sich noch nicht abgeschnürt hat, ist sie an ihrem Anfang, d. h. proximal dem dazu gehörigen Myotom (Van Wijhe) ziemlich breit. Sobald sie sich aber abschnürt, ist der obere Theil schmal, das Lumen wird fast unscheinbar. Dagegen ist sie von Anfang an sehr breit auf ihrer mittleren Strecke. Hier scheint sich frühzeitig eine Art von separater Höhle zu bilden, welche aber einen Theil der Wandungen der ursprünglichen Höhle gleichfalls in Anspruch nimmt. Der Theil der Kieferhöhle dagegen, welche zunächst der Spritzlochspalte liegt, verdickt sich von Anfang an beträchtlich. Gegen die Bauchseite zu verschmilzt die ganze Kieferhöhle mit dem entsprechenden Abschnitt der Hyoidhöhle, d. h. sie verlaufen neben einander, sich z. Th. berührend und verschmelzend zur Mittellinie, wo nicht mehr zu sagen ist, welche Zellen den Höhlen, welche den vorderen Partien des Pericardium angehören.

Sehr bemerkenswerth ist aber noch, dass ein Verstärkungsbündel dieser ganzen Muskelpartien frühzeitig von der sog. ersten Kopfhöhle an die Basis der Kieferhöhlenwandung sich begiebt. Ich erwähnte dasselbe bereits auf p. 11. Man sieht dasselbe nicht mit gleicher Deutlichkeit an allen Embryonen. An einigen vielmehr erkennt man, wie eine hintere Partie der ersten Kopfhöhle sich abschnürt — sie liegt der Bauchseite näher als der Rückenseite — und in nächster Nähe des oberen Endes der Kieferhöhle liegen bleibt. Anfänglich ist ein deutliches Lumen vorhanden, erst allmählich verstreicht es. Wir werden diese Bildung bald weiter verfolgen.

Betrachten wir nun die Umwandlungen all dieser Bildungen, so

werden wir gewahr, dass sie durchaus nicht nach dem Schema der bereits bekannten Kiemenhöhlenentwicklung sich gestalten. Zunächst ist schon durch das Ausbleiben der normalen Blutgefäßbildungen der Anlass zu einer Scheidung der Muskelmasse in distale und proximale Portionen weggefallen. Die ganze Masse der Kieferhöhlen entwickelt sich vielmehr zu einem compacten Muskelcomplex, und dieser Muskel bleibt außen von der zugehörigen Knorpelmasse, den Ober- und Unterkieferknorpeln, liegen. Es durchbricht also weder der Unterkiefer noch der Oberkiefer die Kiefermusculatur, um eine proximale Portion von der distalen zu trennen — es wird also auch kein Adductor im Sinne der Adductores arcuum branchialium gebildet. Hierin verhält sich die Kiefermusculatur der Hyoidmusculatur durchaus gleich. Nur die dem Spritzloch nächstliegende Portion des gesammten Muskelschlauchs erlangt bei ihrer Differenzirung von dem übrigen Theil eine Insertion auf der inneren Fläche des Oberkiefers — aus ihr wird der Levator maxillae superioris. Die ganze übrige Masse geht in die Bildung des sog. Adductor mandibulae auf, und die Insertion dieses Muskels findet statt an dem äußeren und oberen Rande des Oberkiefers und an dem äußeren und unteren Rande des Unterkiefers.

Die vorderste Partie des ganzen Muskels, welche aus der obersten basalen Portion der Kiemenhöhle hervorgeht, also dem dorsalen Theil der ganzen Kopfhöhle am nächsten lag, ist schmal und gewinnt ihre Insertion in der Nähe des Auges. Von dort geht später ein besonderer Muskelbauch als Verstärkung an den Kaumuskel: es ist der von Vetter beschriebene M. levator labii superioris (l. c. p. 446 ff.).

Es ist mir noch nicht gelungen, festzustellen, ob dieser Muskel aus jenem in den Kieferbogen hinüberragenden Stück der ersten Kopfhöhle herstammt oder ob er nur die höchste Partie der Kieferhöhle selbst darstellt. Beide Entwicklungsmodi würden viel zu denken geben, da es sich bei diesem Muskel, wie schon Vetter entwickelt, offenbar um einen ursprünglich dem Kaumuskel nicht zugehörigen Theil handelt. Ich hoffe, auf diese Frage bald zurückkommen zu können.

Aus den geschilderten Entwicklungen geht nun hervor, dass der Kaumuskel nicht mit den Adductores arcuum homologisirt werden kann. Die essentielle Eigenschaft dieser letzteren ist, durch die Knorpelbildung von dem Rest des Muskelschlauchs abgetrennt zu werden und auf die innere Seite des Knorpels zu gerathen. Genau das Gegentheil findet bei der Entwicklung des Kaumuskels statt. Die proximale Partie des Kaumuskels bleibt vielmehr mit der distalen eng verbunden, und beide zusammen bilden den Muskelbauch des sog. Adductor mandibulae.

Hieraus folgt, dass man viel mehr Recht haben würde, den Kaumuskel als Stück des Constrictor zu betrachten, wenn nicht überhaupt ganz andere Verhältnisse als wirksam gedacht werden müssten, die zu dieser auffallenden Bildung geführt haben. Zu diesen auffallenden Verhältnissen gehört aber noch folgender Umstand.

Betrachtet man den Kaumuskel in späteren Stadien, so wird man gewahr, dass die Fasern der distalen Partie nicht direct von dem Oberkiefer auf den Unterkiefer übergreifen, vielmehr an eine dazwischen gelegene Fascie sich inseriren (Tafel 2 Fig. 4). Diese Fascie erkennt man besser bei den Haien als bei den Rochen, da bei letzteren der Kaumuskel überhaupt verhältnismäßig klein ist. Sie gleicht den Fascien, welche zwischen den Muskelpartien des Constrictor mitten inne liegen, wo die Theile des einen Kiemenbogens an die des anderen anstoßen. Diese Fascie (Fig. 4 *f*) liegt in der Verlängerung nach beiden Seiten der Mundspalte.

Die Schwierigkeiten, sich den Ober- und Unterkiefer als hervorgegangen aus einem umgewandelten Kiemenbogen vorzustellen, werden also durch die Gestaltung der Musculatur keineswegs erleichtert, wie Gegenbaur meint, im Gegentheil, sie werden vermehrt.

Ich habe nun nachzuholen, was die Embryologie über den Verbleib der zwischen Hyoidbogen und Hyomandibulare wahrscheinlich ausgefallenen Kiemenspalte zu sagen hat.

8. Entstehung und Bedeutung der Glandula thyreoidea.

Die Schilddrüse theilt mit der Thymus das Schicksal zu den räthselhaftesten Organen des Wirbelthierkörpers zu gehören. Der Structur nach lange bekannt, ist doch über ihre Function noch heute beträchtliches Dunkel gebreitet, nachdem die allerwidersprechendsten Vermuthungen darüber beigebracht worden. Aber auch über die Entstehung des Organs streitet man sich noch sehr, und die phylogenetische Deutung ist bisher nur von einem einzigen Forscher (W. Müller, Entw. der Schilddrüse, Jenaische Zeitschr. f. Medicin 1871) versucht worden, der in der Schilddrüse eine Umbildung der Hypobranchialrinne des *Amphioxus* und der Tunicaten erblickt — mit welchem Rechte werden wir weiter unten sehen. —

In einem frühen Stadium, ehe noch der Mund durchgebrochen oder eben erst durchzubrechen anfängt, wenn erst zwei Kiemenspalten geöffnet sind und vier überhaupt angelegt, erscheint an der vordersten ventralen Partie des Darmblattes eine kleine sackartige, solide Wuche-

rung. Sie liegt gerade in der Mittellinie und bildet die hinterste Spitze der Mundbucht. Ihr Zellmaterial aber bezieht sie, wie gesagt, aus dem Darmblatt. Auf den Seiten dieses kleinen Wulstes finden sich je eine Kiemenarterie, vor dieser die Kopfhöhle des Mandibularbogens, umgeben von Mesodermzellen.

Mit fortschreitendem Wachsthum des Embryo entwickelt sich dieser Wulst weiter in der Richtung gegen das Herz zu und erlangt die Gestalt einer langhalsigen Flasche, deren Boden aber anfängt, unregelmäßige Contouren zu zeigen. Diese unregelmäßigen Contouren sind der Ausdruck einer beginnenden Follikelbildung. Es entstehen nämlich rundliche Aussackungen am Boden jenes Wulstes, sowohl an den Seiten, wie auch oben und unten. Dieser Process geht aber rasch noch weiter, denn diese Follikel schnüren sich ab von dem Körper der Drüse — es ist klar, dass wir es hier eben mit der Schilddrüse zu thun haben — und entfernen sich von ihrem Ursprungsort. Die abgeschnürten Stücke sind nicht immer gleich groß, auch nehmen sie nicht immer dieselbe Lage ein. Anfänglich liegt der Boden der Drüse im Theilungswinkel der obersten Arterienbogen; sein Wachsthum drückt ihn unter denselben hinab, und abgeschnürte Follikel finden sich frühzeitig in dem vorderen Winkel, welchen die Arterie des zweiten eigentlichen Kiemenbogens mit dem unpaaren Arterienstamm bildet. Andere findet man an der Basis des Ursprunges der Arterie des ersten wirklichen Kiemenbogens, auch neben der Hyoidarterie kommen sie vor. Ja, ich habe Präparate, in denen Follikel der Schilddrüse sogar ventral unter den M. coracomandibularis gerathen sind.

Diese Follikelbildung wird begleitet von einem Einwachsen oder Einwandern einzelner Mesodermpartien in den Körper der Drüse, welcher dadurch den Bau traubiger Drüsen erhält. Mit dem Mesoderm treten auch kleinere Blutgefäße auf, wie denn schon oben, p. 5 erwähnt wurde, dass jederseits von der Glandula thyreoidea von Anfang an ein kleiner Arterienbogen aus der vorderen Wand der Hyoidarterie entspringt, der sich nach vorn, außen und schließlich dorsalwärts in den Hyoidkieferbogen wendet.

Die Drüse schnürt sich schließlich von ihrer ursprünglichen Einsenkungsstelle ab und geräth beim weiteren Wachsthum mehr nach hinten, so dass sie, statt zwischen Unterkiefer und Zungenbeinbogen zu liegen, vielmehr hinter den letzteren zu liegen kommt, ziemlich lang gestreckt, auch in der Breite entwickelt, aber platt bleibt, und den bekannten Bau erkennen lässt, der die Schilddrüse charakterisirt.

So geschieht es bei *Pristiurus*.

Bei *Mustelus* dagegen ist die Schilddrüse von Anfang an weniger lang als breit, eine Follikelbildung tritt viel später auf, ein Abschnüren und Herumwandern isolirter Follikel habe ich überhaupt nicht wahrgenommen.

Bei *Centrina Salvianii* ist die Schilddrüse wiederum mit *Pristiurus* zu vergleichen, frühe Follikelbildung zeichnet sie auch hier aus; ob eine Abschnürung und Wanderung von Follikeln stattfindet, vermag ich nicht zu sagen, da ich zu wenig Präparate besitze.

Ein Embryo von *Scyllium canicula* ließ deutlich abgeschnürte Follikel an der Oberseite des Arterienstieles vor dem Abgang der Hyoidarterie erkennen; die Schilddrüse entwickelt sich im Übrigen als ein langgestreckter, sehr schmaler Körper, — ganz im Gegentheil zu *Mustelus*.

Bei *Torpedo* entwickelt sich das Organ zu einem runden Convolut von Schläuchen und Follikeln, das mitten im Unterkiefer vor der Theilungsstelle des Arterienstieles gelegen ist. Abgeschnürte und vereinzelte Follikel habe ich nicht beobachtet.

Durchaus ähnlich ist der Befund bei *Raja*, wo die einzelnen Schläuche ganz besonders deutlich sind.

So weit über die erste Entstehung und Differenzirung der Glandula thyreoidea. Die Deutung dieses Befundes in phylogenetischer Beziehung erscheint mir nun nicht schwer, nachdem oben die Verhältnisse des Hyoidbogens, so weit die Blutgefäßbildung, die Musculatur und die Knorpelbildung in Betracht kam, dargestellt und erörtert ward. Offenbar haben wir es bei der Glandula thyreoidea mit dem letzten Rest der zwischen Hyoidbogen und Hyomandibularbogen zu Grunde gegangenen Kiemenspalte zu thun.

Es ist von früheren Forschern mitunter versucht worden, die Schilddrüse der höheren Wirbelthiere als Product eines abgeschnürten Kiemenspaltenpaares anzusehen, — so namentlich kürzlich von Stieda. Aber dieser Autor hat, wie schon Born hervorhob, den Thatbestand nicht vollständig erkannt, und die ursprüngliche unpaare Thyreoidea übersehen, nur die später sich dazu gesellende abgeschnürte dritte Kiemenspalte beobachtet. Auch Wölffel ist mit seinem Versuch nicht glücklicher gewesen. Andere Forscher, welche den unpaaren ventralen Ursprung der Drüse richtig erkannten, sahen gerade darin ein Hindernis, die Thyreoidea für das Äquivalent eines Kiementaschenpaares zu halten. Nur Born hat die Sache richtig entwickelt. Wie man eine zwischen Unterkiefer und Zungenbeinbogen gelegene unpaare Ausstül-

pung des Darmblattes als Kiemenspaltenrest hätte behandeln sollen, war aber kaum denkbar — es sei denn, man hätte sie als ventrale Partie der Spritzlochspalte angesehen. Dazu aber gab die gesonderte Entstehungsweise der Schilddrüse kein Recht.

Ganz anders stehe ich dem Problem gegenüber. Der oben gelieferte Nachweis von der doppelten Natur des Hyoidbogens ergiebt nicht nur das Recht sondern geradezu das Postulat, die Thyreoidea für die letzte Spur der einst hier bestanden habenden Kiemenspalte zu halten, oder aber nachzuweisen, was aus der von mir postulirten Kiemenspalte geworden sei. Es scheint dieser Deutung die unpaare Entstehung und die ventrale Lagerung der Drüse entgegenzustehen. Aber gerade die Gesammtauffassung, von der ich ausgehe, giebt eine sehr plausible Erklärung an die Hand. Dieselben Ereignisse, welche aus zwei ventral verschmolzenen Kiemenspalten den jetzigen Wirbelthiermund werden ließen, welche die Hypophysis als unpaaren, vor dem Munde gelegenen Kiemensack schufen, sie sind es auch gewesen, welche die unpaare, nach dem Bauch zusammengedrängte Anlage der Thyreoidea hervorbrachten[1].

Wir haben im Verlauf dieser »Studien etc.« schon manche ähnliche Vorgänge kennen lernen, deren Wesen darin bestand, dass bilaterale Organe auf dem Bauch und auf dem Rücken so nahe zusammengeriethen, dass sie zu einem scheinbar einzelnen unpaaren Organ wurden und auch in der embryonalen Entwicklung schon, dem äußeren Anschein nach, unpaar angelegt werden. Erst später werde ich auf die allgemeinen Processe eingehen, welche zu solcher Verschmelzung ursprünglich doppelter, bilateraler Bildungen führten. Hier will ich nur mit wenigen Worten diejenigen Argumente hervorheben, welche noch für die bilaterale Anlage der Schilddrüse am stärksten sprechen.

Vor Allem ist es von großer Tragweite, in der Arteria thyreoidea noch das wesentlichste Attribut einer früheren Kiemenbildung zu besitzen. Ihr Ursprung aus dem vorderen Winkel der Hyoidarterie, ihr Verlauf und Verbindung mit den Venen des Hyoidbogens deuten

[1] In einer folgenden »Studie«, in welcher das Spritzloch der Selachier und Ganoiden und die Pseudobranchie der Teleostier behandelt werden soll, werde ich auch genauer hervorheben, dass zwischen Unterkiefer und Zungenbeinbogen der Teleostier-Embryonen jederseits eine tiefe Einsenkung des Ectoderms besteht, welche ich für die letzte Andeutung des ectodermalen Theils einer hier ausgefallenen Kiemenspalte ansehe. Es ist nicht unmöglich, dass sie ursprünglich mit der Thyreoidea als entodermaler Partie der Kiemenspalte in Verbindung trat.

augenscheinlich darauf hin, dass hier einstens eine vollkommen entwickelte Kiemenspalte bestand.

Weiterhin ist es bekannt, dass die nachträgliche Entwicklung der Schilddrüse bei vielen Thieren durchaus bilateral-paarig erfolgt, wovon man sich besonders bei Amphibien leicht überzeugen kann.

Dass die Thyreoidea eben so wie die Hypophysis als Anhangsdrüse des Mundes hat angesehen werden können, ist begreiflich. Aber dieser Auffassung steht bei beiden Organen ihre frühzeitige Abschnürung von der Innenfläche des Mundepithels entgegen, und eben so ihre Structur, welche keinerlei secernirende Function erkennen lässt. Weder ein gemeinsamer noch vereinzelte Ausführungsgänge lassen sich nachweisen, was doch bei secernirenden Drüsen vor Allem erfordert wird; und so hat sich schon frühzeitig die Auffassung Bahn gebrochen, beide Organe, wie auch die Thymus, zu den »Blutgefäßdrüsen« zu rechnen. Vergleicht man schließlich noch die Follikelbildung der Thyreoidea mit den Producten der abortirenden hinteren Kiemenspalten der meisten Selachier, auf welche kürzlich Van Bemmelen[1] die Aufmerksamkeit gelenkt hat, so wird man eine nahezu völlige Identität der Structur gewahren, und das kann nur die hier aufgestellte Hypothese über die ursprüngliche Natur der Schilddrüse unterstützen.

Nun existirt freilich eine andere Theorie vom Ursprung der Wirbelthierthyreoidea, deren Verfasser Prof. W. Müller in Jena ist. Diesem Forscher zufolge ist die Thyreoidea eine umgewandelte Hypobranchialrinne, deren Prototyp bei den Tunicaten und *Amphioxus* existirt und deren Übergangsglied zu der Schilddrüse der Fische bei *Petromyzon* besteht. Die Hypobranchialrinne der Tunicaten und das merkwürdige damit homologisirte Organ des *Ammocoetes* sind nachweislich secernirende Organe[2] — es wäre also dadurch wahrscheinlich gemacht, dass auch die Thyreoidea der Fische und höheren Wirbelthiere einstens als Drüse fungirt habe.

Wie dies Dilemma zu lösen ist, soll die nächste Studie zeigen.

---

[1] Es ist zu hoffen, dass Dr. Van Bemmelen bald in ausführlicherer Darstellung seine Untersuchungen veröffentlichen wird.

[2] An einer anderen Stelle habe ich Prof. A. Schneider's Angaben, dass die Thyreoidea des *Ammocoetes* secernire, in Abrede gestellt. Ich muss diese Correctur, als »in pejus« geschehen, zurücknehmen. Ist auch die Structur der Thyreoidea eine etwas andere, als jener Forscher beschrieb, und besonders die Ausführungsgänge der einzelnen Drüsenabschnitte complicirter, so bleibt doch zu Recht bestehen, dass bei *Ammocoetes* die Thyreoidea Schleim secernirt.

VIII. Die Thyreoidea bei *Petromyzon*, *Amphioxus* und den *Tunicaten*.

1. Entwicklung und Lagerung der Thyreoidea in den jüngsten Stadien des Ammocoetes.

Die erste Spur der Entwicklung der Schilddrüse gewahren wir bei jungen Larven, bei denen schon die vordersten Kiemensäcke des Entoderms sich auszustülpen beginnen. Dicht unter der ersten dieser Kiementaschen — der dem Spritzloch der Selachier und der Pseudobranchie der Teleostier (vgl. Dohrn, Urgeschichte etc. Stud. IV, Mitth. d. z. St. V. p. 48 Anm.) homologen — buchtet sich die Entodermwandung nach unten und etwas nach vorn aus, so dass es auf einem gerade durch die Mittelebene gelegten Schnitt erscheint, als endige das Entoderm in zwei nach vorn gerichtete aber im rechten Winkel divergirende Säcke, dem oberen, als der Spritzlochspalte, dem unteren, als der ersten Anlage der Thyreoidea (Fig. 9). Es ist sehr wichtig, diese ursprünglichste Lagerung beider Organe sowohl in Beziehung auf den Darm im Ganzen, wie auf einander im Auge zu behalten: ihre Bedeutung wird später klar werden.

In diesem ersten Stadium ist die Wandung der Schilddrüse eben so wie die des gesammten branchialen Abschnittes des Entoderms in ihren zelligen Elementen so wenig gesondert, dass es vor Überfüllung der Zellen mit Dotterplättchen kaum gelingt, die von Carmin tingirten Kerne, geschweige denn die Zellgrenzen zu erkennen (Fig. 18).

In den Winkel, welchen die Ausstülpung der Thyreoidea mit derjenigen des Spritzlochsackes macht, ragt Mesoderm hinein. Der Winkel wird dadurch ziemlich spitz in das Lumen des Darmes vorgeschoben (Fig. 10). Dies Mesoderm lagert sich von beiden Seiten zwischen den allmählich nach hinten vordrängenden Boden des Stomodaeums und die Vorderwand des Entoderms ein. Es ist nicht schwer darin die ersten Elemente des späteren Velum zu erkennen (Fig. 11).

In diesem ersten Stadium erkennt man noch, wie der Sack der Schilddrüsenausstülpung sich auch gegen die Bauchwandung des Entoderms durch eine stumpfwinklige Einbuchtung absetzt, eine Einbuchtung, welche indess sofort wieder verstreicht.

Es ist wichtig zu bemerken, dass in diesem Stadium schon das Herz als ein hohler Schlauch zu erkennen ist, dessen Wandungen indessen, wie alle übrigen Organe, durch dotterplättchen-erfüllte Zellen gebildet sind; auch erkennt man den Conus arteriosus, und dessen

Spaltung in zwei parallele Äste, welche denjenigen Theil der Entodermwandung umfassen, deren weitere Ausbildung in die Schilddrüse aufgeht. Diese Äste gehen vorn um die Ausstülpung der Schilddrüse herum und steigen in der Mesodermfalte, welche von den Seiten zwischen Stomodaeum und Entoderm als Velum sich einzuschieben beginnt, in die Höhe (Fig. 11). Sie sind die vordersten Branchialarterien, als solche homolog der Spritzlocharterie der Selachier. Wir werden dies Gefäß als wichtiges morphologisches Document im weiteren Verlauf dieser Darstellung noch oft zur Sprache bringen. Dasselbe mündet in die Aorta der betreffenden Seite ein, als vorderster Aortenbogen, ohne mit dem gleichnamigen Gefäß der anderen Seite zu verschmelzen, da bei *Petromyzon* eben zwei Kopfaorten, jederseits von der Chorda sich finden.

Nach 24stündiger weiterer Entwicklung bemerkt man als hauptsächlichste Veränderung, dass jene, die Spritzloch- und Thyreoideaausstülpung trennende Mesodermlamelle weiter in das Lumen des Darmcanals vorgedrungen ist, wodurch eine Scheidewand zwischen der Schilddrüse und den jetzt sehr schräg gerichteten Spritzlochtaschen hervorgebracht wird, deren Spitze jetzt schon auf der Mitte des zweiten eigentlichen Kiemensackes angekommen ist (Fig. 10). Hätte man die vorhergehenden Stadien nicht, so würde man geneigt sein, die Schilddrüse für eine Ausstülpung des Entodermbodens zwischen den zweiten Kiemensäcken zu halten — eine Ausstülpung, welche zugleich nach vorn bis an die Grenze des Stomodaeums sich erstreckt, und nach hinten als eine Aussackung des branchialen Theiles des Darmes bis zur Bifurcation des Arterienstieles geht. Nach dem oben dargestellten Process ist aber eine solche Auffassung irrig: vielmehr wird die Mündung der ursprünglichen Schilddrüsenausstülpung durch jene Velumlamelle nach hinten verschoben.

Diese Lamelle, wird auf ihrer Unterseite von Schilddrüsenepithel bekleidet, auf ihrer oberen aber von Epithel, welches dem Spritzlochsack angehört. Wo diese beiden Epithelien in einander übergehen ist also die Grenze beider Bildungen: es ist wichtig, das hier hervorzuheben, denn es könnte merkwürdig erscheinen, später, wenn die Mündung der Schilddrüse noch weiter nach hinten rückt, das Epithel der Oberseite jener Lamelle, und die aus ihm hervorgehende Bildung für ein Product des Epithels des entodermalen Spritzlochsackes zu erklären. Und doch ist es so.

Die hintere Grenze des Schilddrüsensackes ist in diesem Stadium auf der Höhe der vierten wirklichen Kiemenspalte, wo die untere Wandung desselben in die Entodermwand einfach übergeht, nachdem sie eine bauchige Ausstülpung erfahren hat.

In diesem Stadium sind schon sieben Kiemensäcke zu unterscheiden.

Nach weiteren 36 Stunden findet man die trennende vordere Lamelle auf der Grenze der dritten und vierten Kiemenspalte angekommen (den Spritzlochsack mit eingerechnet); ihr entgegen wächst eine andere Lamelle, welche das hintere Ende der Thyreoidea von dem Boden des Darmes abschnürt (Fig. 11). Beide Lamellen verwachsen seitlich mit einander, so dass eine Art Diaphragma unter dem Kiemendarm gebildet wird, welches aber ein rundes Loch in der Mittellinie frei lässt — die Mündung des Hohlraumes der Schilddrüse in das Lumen des Darmcanals zwischen zweiter und dritter wahrer Kiemenspalte.

In diesem Stadium ist die Schilddrüse in so weit fertig, als die Zellmaterialien, aus denen sie besteht, jetzt vom Mutterboden des Entoderms geschieden sind. Es beginnt nun ihre weitere Differenzirung als gesondertes Organ.

Ehe dieses Stadium erreicht wird, macht sich schon eine Zweitheilung des Schilddrüsensackes bemerkbar durch das Eindringen einer senkrechten Bindegewebslamelle von vorn und unten her. Sie theilt den vorderen Abschnitt der Schilddrüse in zwei seitliche Säcke. Die hintere Hälfte dagegen bleibt noch längere Zeit als ungetheilter Sack bestehen, wie denn überhaupt alle Umbildungen, die das Organ betreffen, von vorn ihren Ausgang nehmen. Die senkrechte Lamelle dringt bis an die Mündung des Schilddrüsensackes allmählich vor, erst später schreitet sie auch auf die hintere Hälfte über, ohne dieselbe aber völlig zu durchsetzen, vielmehr bleiben die durch sie geschiedenen seitlichen Hälften auf der Oberseite verbunden (Fig. 12 *e—m*).

Kaum hat diese mediane Lamelle die Scheidung in zwei Hälften vollendet, so beginnt wiederum an der vorderen Hälfte eine weitere Umgestaltung. Jederseits dringt nämlich eine dritte Lamelle in die Thyreoidea-Säcke schräg ein, stülpt die äußere Wandung derselben in das Lumen ein, wodurch dies letztere auf dem Querschnitt die Gestalt des Viertelmondes erhält. Diese Einstülpung ist die Einleitung zu den größten histologischen Differenzirungen, die überhaupt an dem Organ Platz greifen. Der Deutlichkeit halber, und den weiteren Entwicklungen vorgreifend, will ich schon jetzt mit Benennungen beginnen, welche erst später gerechtfertigt erscheinen: ich will nämlich den eingestülpten Theil als Drüsenlamelle (Fig. 12—16, Fig. 18—22 *Dr.L.*), den nicht eingestülpten, welcher jene allmählich fast völlig einschließt, als Decklamelle (Fig. 12—16, Fig. 18—22 *D.L.*) bezeichnen.

Von Anfang an sind die Wandungen der Schilddrüse gleich stark, allmählich aber verdickt sich diejenige Partie, aus welcher die Drüsen-

lamelle wird, ihre Zellen werden höher. Dies zeigt sich schon, ehe sie sich einstülpt, noch mehr aber, wenn die Einstülpung Platz gegriffen hat. Im Gegensatz dazu wird die Decklamelle allmählich dünner, d. h. die Cylinderzellen, welche sie ursprünglich zusammensetzen, vergrößern auf Kosten des Höhendurchmessers den Querdurchmesser und werden zu einer Art Plattenepithel. Dadurch wird sie in den Stand gesetzt, die Drüsenlamelle trotz des bedeutenden Lumens, welches zwischen beiden bestehen bleibt, völlig zu umgehen (Fig. 20 u. 21).

Für die Beschreibung der weiteren Veränderungen des ganzen Organes erscheint es mir passender, zunächst diejenigen der Drüsenlamelle allein vorzunehmen, als des complicirtesten und wichtigsten Abschnittes, an die sich dann die übrigen Structureigenthümlichkeiten bequemer anschließen lassen. Man erkennt diese Verhältnisse am besten auf Querschnitten.

Auf einem Stadium, welches sechs Tage älter ist als dasjenige, bei welchem zuerst die vorderste Ausstülpung der Schilddrüse erkennbar ward, sind die folgenden Zustände sehr deutlich.

Die Schilddrüse bildet um diese Zeit ein Anhangsgebilde des Darmcanals, welches durch einen kurzen, schräg von unten und hinten nach oben und vorn gerichteten Canal mit demselben in Verbindung steht. Sie bildet einen Sack, der vorn bis an die Grenze der jetzt durchgebrochenen Stomodaeum-Einstülpung, hinten bis an die Scheidewand des vierten und fünften Kiemensackes reicht. Die Schilddrüse ist durch eine mittlere Scheidewand in zwei seitliche Säcke geschieden: diese Scheidung ist vollständig an der vor der Mündung gelegenen Hälfte, unvollständig an der hinteren. Diese seitlichen Säcke sind durch schräg gerichtete Lamellen von unten her eingestülpt, aber wiederum reicht auch diese Einstülpung nicht bis an das Ende der seitlichen Säcke, sondern hört auf $^3/_4$ der Länge auf.

An diesen Säcken nun machen sich die folgenden histologischen Differenzirungen bemerkbar. Es verdickt sich die Drüsenlamelle, während die Decklamelle im Gegentheil sich verdünnt und zu einem Plattenepithel wird. Diese Verdünnung ist ganz besonders stark an den inneren mittleren Wandungen, die sich dicht an einander legen, so dass nur oben und unten ein dreieckiger Platz frei bleibt. In den unteren tritt ein Blutgefäß ein, das wir noch weiter besprechen werden, während oben Bindegewebe sich findet. Vor den beiden Umbiegungsstellen der Decklamelle in die Drüsenlamelle verdickt sich die erstere, d. h. die Zellen werden weniger abgeplattet; in Folge dessen liegen auch die Kerne der einzelnen Zellen näher an einander. Die Lagerung der Zellen

wird auch eine andere, je näher sie der Umbiegungsstelle kommen, auf die ihre Radien concentrisch gerichtet sind.

Die Zellen der Drüsenlamelle ihrerseits differiren auch bei Zeiten in Größe und Richtung. Die Lamelle verdickt sich am meisten gleich nach der Umbiegungsstelle: dort werden die Zellen höher und höher, während an der Umbiegungsstelle des einen Schenkels der Drüsenlamelle in den anderen die Zellen niedriger bleiben.

Ein auffallendes Factum bei dieser Differenzirung der Elemente in der Drüsenlamelle ist das folgende. Sowohl gleich neben der Umbiegungsstelle des äußeren wie des inneren Schenkels, wie auch auf der Mitte des letzteren sieht man eine Unregelmäßigkeit in der Lagerung der Kerne. Einige wenige Kerne treten nämlich aus der Reihe der übrigen heraus und gerathen auf die entgegengesetzte Seite (Fig. 20 *Dr.Z.* 2). Dies ist die Einleitung zu einer Differenzirung innerhalb der Drüsenlamelle von Drüsen- und Flimmerzellen. Während nämlich diese wenigen Kerne — also auch die zugehörigen Zellen — sich so gruppiren, geben sie den Zellen der am meisten verdickten Partien Platz und Gelegenheit immer höher und zugleich conischer zu werden. Die Seite, wo der Kern liegt, wird umfangreicher und die Basis des Conus, die andere schmaler und die Spitze. Natürlich braucht dieselbe Zahl von Zellen an ihrer Basis mehr Platz, als an der Spitze, und so kommt es, dass diese Zellabschnitte der Drüsenlamelle wie um einen gemeinsamen Mittelpunkt concentrisch gelagert erscheinen. So kommt es allmählich zu Stande, dass auf gleicher Höhe zwei Reihen Zellen gelagert sind, die eine bestehend aus jenen concentrisch gelagerten langen, conischen Drüsenzellen, die andere aus kürzeren Cylinder-Epithelien, welche neben der spitzen Partie jener beginnen und umgekehrt gerichtet sind. Diese Verhältnisse mit Worten darzustellen ist schwer: dagegen gelingt es leicht, auf Abbildungen den Thatbestand zu erkennen (Fig. 20—22). Man sieht die Drüsenzellen (*Dr.Z.*), die sich concentrisch gruppiren, an ihren äußeren Seiten aber unmittelbar anstoßen an die sich umlagernden Flimmerzellen (*Fl.Z.*).

Dieser Process wiederholt sich noch einmal näher an der Umbiegungsstelle beider Schenkel der Drüsenlamelle in die Decklamelle in anfänglich kleinerem Maßstabe, und mit histologischem Unterschiede, in so fern in den dort sich concentrisch lagernden Drüsenzellen eine größere Zahl von Vacuolen bemerkbar machen, welche in der ersten Differenzirung nicht auftraten (Fig. 21). Den Grund dieses Unterschiedes vermag ich nicht anzugeben, habe auch an dieser Stelle nicht die Absicht, tiefer auf den inneren Bau dieses Organs einzugehen, als die

morpho- und phylogenetischen Fragen erforderlich machen, auf deren Lösung es hier ankommt.

Im weiteren Verfolge verschwinden diese Vacuolen, und die zweite Drüsenzellen-Einstülpung wird der ersteren völlig gleich, nur bleibt sie immer etwas kleiner in ihrer Gesammtausdehnung (Fig. 22).

Die Flimmerzellenpartie der Drüsenlamelle erfährt auch allerhand Umgestaltung, deren bildliche Darstellung wiederum leichter ist, als eine mit Worten auszuführende Beschreibung. Es lässt sich nur im Allgemeinen sagen, dass sie mehrfache Faltungen erleidet, dass einige Partien größere Zellen zeigen als die anderen, und dass die in nächster Nähe der Drüsenzellen gelegenen vor den fast oder ganz verschmolzenen Spitzen der Drüsenzellen von beiden Seiten fast zusammenstoßen.

Von der weiteren Entwicklung der Gesammtgestalt der Drüse will ich noch erwähnen, dass sie nach hinten bis an die sechste Kiemenspalte reicht (Fig. 17), und noch weiter reichen würde, wenn nicht der hintere Theil der mittleren Säcke bei Zeiten eine Spiralgestalt annähme, welche zunächst nach oben, dann nach vorn und dann nochmals nach unten und hinten sich richtete (Fig. 22). Auch die vordere Partie wendet sich, wenn auch in viel geringerem Maße nach oben, dadurch ebenfalls andeutend, dass das Wachsthum größer ist, als der zur Verfügung stehende Raum, ein Umstand, den wir später wieder zur Sprache bringen werden.

Wichtig ist ferner, zu betonen, dass die seitlichen Säcke an dieser Spiraldrehung des hinteren Endes keinen Theil nehmen, sondern gerade ausgestreckt liegen bleiben, und somit nach hinten über den mittleren, spiralig umgebogenen Theil hinausreichen, obschon letzterer beträchtlich weiter reichen würde, wäre er auch gerade gestreckt.

Eine besondere Beachtung verdient nun noch die Mündung der Thyreoidea und die Röhre, durch welche dieselbe mit dem Darmcanal bei *Ammocoetes* in Zusammenhang verbleibt.

Wie schon oben beschrieben, kommt dieser Canal zu Stande durch allseitiges Zwischenschieben einer Bindegewebslamelle zwischen den ausgestülpten Theil des Bodens des Kiemendarms und diesen Darm selber (siehe oben p. 49). Die Mündung verschiebt sich allmählich, ihre Wandungen verlängern sich zu einer von oben nach unten und hinten gerichteten Röhre, welche aus cylindrischen, wie es scheint, wimpertragenden Zellen besteht, und mit den Wandungen der Schilddrüse in überall hin sich erstreckendem Zusammenhange steht.

Es ist nun von außerordentlich hohem Interesse zu sehen, dass in die Mündung dieses Canals von vorn her und entlang dem Boden des

Kiemendarms zwei halbcanalartige Vertiefungen sich begeben, welche nach dieser Mündung hin langsam convergirend von vorn und oben den Kiemendarm entlang verlaufen (Fig. 12—16 *Ps.br.*, 17 *Ps.br.R.*). Ihre Wandung besteht aus wimperndem Cylinderepithel, ähnlich wie das der Entodermwandung unter der Aorta. Dieses Gebilde ist bereits von A. SCHNEIDER beobachtet, beschrieben und abgebildet worden[1]. SCHNEIDER sagt: »*Auf der Bauchseite beginnt am Eingange des Magens in der Mittellinie eine wimpernde Rinne, welche bis zum Eingange der Thyreoidea zieht, dann sich theilt und rechts und links von der mittleren Kante bis vor die erste Kiemenspalte verläuft. Parallel dem Vorderrande derselben steigen beide Rinnen bis zur Rückenlinie, dort werden dieselben flach und ziehen nun als Wimperschnur an den beiden Seiten der oben beschriebenen dorsalen Kante in geringer Entfernung von deren freiem Rande bis zum Eingang des Magens der Kiemenhöhle. An jedem Kiemenbogen zweigt sich von den oberen Wimperschnüren je eine Wimperschnur ab, welche auf dem vorderen Saum jedes Kiemenbogens nach unten zieht, ohne dass, wie ich ausdrücklich bemerke, eine Verbindung dieser queren Wimperschnüre mit den ventralen Wimperrinnen stattfindet.*«

Ich habe der Entwicklung dieser beiderseitigen Wimperrinnen besondere Theilnahme geschenkt, und kann mit größter Bestimmtheit aussprechen, dass der *vor* der Mündung gelegene Theil derselben der letzte Rest der vordersten, blinden Kiementasche ist, welche nicht zum Durchbruch gelangt. Auf Sagittal-, Frontal- und Querschnitten lässt sich die Umwandlung dieser vordersten, der Spritzlochspalte der Selachier gleich zu setzenden Kiementasche in die hier beschriebene Wimperrinne mit vollkommener Sicherheit beobachten.

Da die Feststellung dieses Sachverhaltes, wie wir gleich sehen werden, von der allergrößten Tragweite ist, so will ich nicht versäumen, die Angaben der bisherigen Autoren hier wiederzugeben.

In einem Aufsatz »Preliminary note upon the Brain and Skull of *Amphioxus lanceolatus*« (Proc. Roy. Soc. XXIII p. 127 ff.) wendet sich Prof. HUXLEY mit Recht gegen die Behauptung SEMPER's, *Amphioxus* sei gar kein Wirbelthier. HUXLEY bringt eine Reihe sehr wichtiger Einwände, dabei aber sagt er: »*in Ammocoetes there is a hyoidean cleft, which has hitherto been overlooked*«. Ein Jahr später drückt er sich noch bestimmter in einem anderen Aufsatz: »On the nature of the era-

[1] l. c. p. 84. Taf. VI Fig. 1 *i*.

niofacial apparatus of *Petromyzon*« (Journ. of Anat. and Phys. X p. 420) folgendermaßen aus:

»*There is a depression behind each of the pharyngeal vela, and a bristle could sometimes be passed through the wall into a small space outside it. This I conceive to be the remains of a hyoidean cleft, which opens externally in the Ammocoete.*«

Huxley trifft nicht das Rechte mit der Behauptung, dass eine wirkliche Spalte bei *Ammocoetes* vorhanden sei: und wenn es ihm anscheinend gelungen, eine Borste durch dieselbe zu führen, so ist die bezügliche Öffnung sicherlich ein Artefact gewesen. Die Tasche aber, welche er gesehen hat, besteht allerdings; sie ist eben gebildet durch die eben erwähnte Wimperrinne. Wenn also Balfour dem gegenüber die wirkliche erste Kiemenspalte als hyomandibulare Spalte beschreibt[1], so fehlt er wieder seinerseits, und ihm gegenüber behält Scott Recht, welcher ausführlich die Anlage von acht Paar Kiemenspalten (Fig. 11 u. 17) beschreibt[2]. Scott aber täuscht sich wieder, indem er das erste Spaltenpaar, das er ganz richtig mit dem Spritzloch der Selachier homologisirt, »einfach zu Grunde gehen« lässt.

Schneider hat sich gar nicht auf Betrachtungen eingelassen, welche diese Fragen angehen. Die älteren Autoren geben den Petromyzonten sieben Kiemenspalten; die leitenden Hand- und Lehrbücher compromittiren sich nicht durch besonders motivirte Urtheile.

Derjenige Autor aber, welcher das größte Interesse hätte haben sollen, ein glückliches Aperçu weiter zu entwickeln, und dabei vielleicht die ganze Wahrheit über die genealogisch-morphologischen Beziehungen der Vertebraten, Cyclostomen, *Amphioxus* und Tunicaten zu Tage zu fördern, Wilhelm Müller, hat, befangen in der Doctrin von der Ableitbarkeit der Vertebraten von Tunicaten und *Amphioxus*, sich damit begnügt, im Allgemeinen die Identität des bei den Tunicaten bekannten Endostyls oder Hypobranchialrinne mit der Thyreoidea des *Ammocoetes* zu behaupten, beide Gebilde in einer kurzen Mittheilung[3] zu vergleichen, ohne weiteren Anlass zu nehmen, alle einschlägigen Thatsachen sorgfältig festzustellen. Auch keiner der späteren Autoren, welche bereitwillig die W. Müller'schen Angaben hinnahmen, hat dieselben erweitert oder auch nur ernstlich geprüft — was bei den vielen Untersuchungen und Debatten über die Tunicaten Wunder nehmen muss.

---

[1] Comp. Embryol. p. 74.

[2] l. c. p. 141 ff.

[3] W. Müller, Über die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei *Amphioxus* u. d. Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. VII. p. 327 ff.

Dies jetzt nachzuholen, liegt dem Verfasser dieser »Studien« um so näher, als er hofft, durch Anerkennung des Satzes von der Identität der Thyreoidea des *Ammocoetes* mit der Hypobranchialrinne der Tunicaten und des *Amphioxus* weite Zustimmung zu finden, dann aber die daraus bisher gezogenen Folgerungen umkehren und die Abstammung der Tunicaten und des *Amphioxus* von cyclostomenartigen Fischen in derselben Weise begründen zu können, wie er in den voraufgehenden Studien III—V die Abstammung der Petromyzonten von fischähnlichen Vorfahren wahrscheinlich gemacht zu haben glaubt.

2. Der Endostyl oder die Hypobranchialrinne der Tunicaten.

Der Bau des Endostyls der Tunicaten ist in vortrefflicher Weise von Fol[1] geschildert worden. Ich habe dieser Schilderung nichts hinzuzusetzen. Auch haben wir von demselben Verfasser werthvolle Mittheilungen über die Functionen des merkwürdigen Apparates bekommen, auf die ich hier verweise, da es nicht in meinem Plane liegt, durch genaues Eingehen auf dieses Organ an dieser Stelle mich auf eine Erklärung des gesammten Baues der Tunicaten einzulassen. Nur die von W. Müller gemachte Homologisirung mit der Schilddrüse der Vertebraten soll Gegenstand meiner Erörterungen sein, eine Homologisirung, welcher Gegenbaur in bestimmter, Balfour in etwas reservirterer Weise zugestimmt haben, durch welche somit anscheinend ein unmittelbarer Contact zwischen den Wirbelthieren und den Tunicaten nachgewiesen ist.

Von dem in diesen »Studien« vertretenen Standpunkte aus ist sicherlich kein Widerspruch gegen die Homologisirung als solche zu erwarten. Um so lebhafter aber muss ich gegen die phylogenetischen Schlüsse Einspruch erheben, die man, im Anschluss an die herkömmliche Theorie von der Wirbelthier-Vorfahrenschaft der Tunicaten, aus dieser Homologie hat ziehen wollen.

Es hat sich, so weit ich sehen kann, Niemand die Mühe genommen, darüber nachzudenken, wie aus dem Endostyl der Tunicaten wohl die Thyreoidea der Wirbelthiere hätte hervorgehen können.

Vergleicht man zunächst die fertigen Organe einer *Ciona intestinalis* (Fig. 27 u. 17 *a*) oder *Salpa maxima* Fig. 17 *b*) mit der Thyreoidea eines etwa halbwüchsigen *Ammocoetes* (Fig. 17), so müssen bei aller

[1] »Über die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten.« Morph. Jahrb. I. p. 222 ff.

fundamentalen Ähnlichkeit der charakteristischsten Eigenthümlichkeiten doch eine Reihe bedeutender Unterschiede sofort in die Augen springen.

Zunächst ist zu betonen, dass, wie oben beschrieben, die Thyreoidea des *Ammocoetes* ein geschlossener Sack ist, welcher nur an einer Stelle durch einen Canal mit dem Darmlumen communicirt, während der Endostyl der Tunicaten eine einfache Vertiefung des ganzen Kiementheils der Tunicaten darstellt, welche als Rinne fortdauernd unabgeschlossen und offen gegen das Darmlumen bleibt. Ferner ging aus der obigen Beschreibung hervor, dass der Sack des *Ammocoetes* nicht nur eine doppelte Wandung — die sog. Decklamelle und die eigentliche functionirende Drüsen- und Flimmerlamelle — besitzt, während von einer Decklamelle bei den Tunicaten keine Rede ist. Weiterhin zeigte sich das Organ des *Ammocoetes* aus zwei Hauptsäcken gebildet, welche durch Einstülpung des Bodens der ursprünglichen Darmwandung hervorgebracht ward, während an derselben Stelle des Endostyls der Tunicaten nur einige Zellen mit außergewöhnlich langen Geißeln bestehen. Schließlich machte sich sogar noch eine secundäre Sackbildung bei dem Organ des *Ammocoetes* geltend durch tiefe Einstülpung der Drüsen-Flimmerlamelle, von der gleichfalls bei den Tunicaten keine Spur sich zeigt.

Diese Unterschiede könnten darauf deuten, dass entweder keine Verwandtschaft zwischen beiden Gebilden zu statuiren ist, oder aber eine beträchtliche Vervollkommnung desselben beim *Ammocoetes* stattgefunden hat, aus der dann eine Abstammungsrichtung von den Tunicaten zu den Cyclostomen erschlossen werden könnte.

Es bestehen aber eine Reihe von Ähnlichkeiten beider Bildungen, welche so charakteristisch sind, dass es schwer fällt, dieselben als durch Convergenz ursprünglich verschiedener Anlagen hervorgegangen anzusehen. Zunächst die topographischen Beziehungen des ganzen Organes. Beide befinden sich an der ventralen Seite des Kiemenabschnittes des Darmes. Die Thyreoidea des *Ammocoetes* erstreckt sich vom Wimpersegel bis nahe an den Mageneingang. Der Endostyl der Tunicaten hat die gleiche Lage und Ausdehnung. Zwei große primäre Äste des Kiemenarterienstammes liegen zu den Seiten der Schilddrüse, ähnliche Blutgefäße begleiten den Endostyl. Beide Bildungen sind an ihrem vorderen und hinteren Ende mehr oder weniger spiralförmig umgebogen. Hierin Analogien[1] sehen zu wollen, hätte immerhin Vieles gegen sich.

[1] Nach der neuesten Terminologie Götte's »Homoidien«.

Die Structur der Hauptbestandtheile ist aber so charakteristisch, dass es wohl schwer fallen dürfte, sie als convergent und nicht vielmehr homolog zu erachten. Die Drüsenzellabschnitte eben so wie die Flimmerzellen und ihre gegenseitige Anordnung sind so auffallend, dass es schwer halten möchte, etwas Ähnliches bei anderen Thieren nachzuweisen. Vergleicht man die Abbildungen auf Taf. 8, so ergiebt sich, dass die Einrichtung der *Ammocoetes*-Thyreoidea eben complicirter ist, als die des Tunicaten-Endostyls — aber dass man es mit homologen Bildungen zu thun habe, wird Niemand leugnen wollen.

Eine anscheinend sehr secundäre Bildung dieses ganzen Organes ist aber bisher nicht der Ehre gewürdigt worden, als Argument gebraucht zu werden. Alle Autoren, die sich mit den Tunicaten eingehender beschäftigten, haben einer Schlund-Wimperrinne Erwähnung gethan, welche in den vordersten Abschnitt des Endostyls einmündet, beide Seiten des Schlundes umgiebt und in der Nähe des Nervenknotens und der Wimpergrube wieder zusammentritt. Fol[1] beschreibt und bildet sie ab, Gegenbaur[2] sagt von ihnen:

»*Am vordersten Ende der Bauchrinne (Endostyl) beginnen die den Eingang der Kiemenhöhle umziehenden Wimperstreifen. Es sind mit cilientragenden Zellen besetzte seichte Furchen, welche dorsalwärts verlaufend, entweder zum Oesophagus ziehen (Copelata) oder in der Nähe des großen Ganglions in eine Spiraltour auslaufen (Doliolum) oder in einer wimpernden Grube enden (Salpen).*«

Es ist leicht, sich von der constanten Anwesenheit dieser Structur bei allen Tunicaten zu überzeugen (Fig. 17*a* u. 17*b* *Ps.br.*). Dass aber eine gleiche Structur bei *Ammocoetes* sich findet, hat bisher Niemand hervorgehoben. Der Einzige, der die entsprechende Bildung gesehen hat, ist Schneider, wie ich oben citirt habe. Aber er hat nicht weiter danach geforscht, welche Bedeutung diesen »Wimperstreifen« zukäme. Und W. Müller hat sie nicht erwähnt.

Ich habe oben dargestellt, wie ein wimpernder Halbcanal vom Rücken her, unter der Ohrblase beginnend, an der Innenseite des Velum nach unten steigt, dann auf der Bauchwandung des Darmes entlang läuft, bis er in der Mündung der Thyreoidea mit der Wand dieser Mündung verschmilzt (Fig. 17 *Ps.br.*). Es ist wahrlich nicht schwer, in diesen Halbcanälen die »Wimperstreifen« der Tunicaten wieder zu erkennen. Ja, um die Ähnlichkeit noch größer zu machen: auch ein

[1] Morpholog. Jahrb. I p. 229 ff.
[2] l. c. p. 425.

großes Blutgefäß läuft, wie bei *Ammocoetes*, so bei den Tunicaten, außen von den »Wimperstreifen«.

Dies Alles könnte nun freilich erst recht für eine Bestätigung der genealogischen Linie Tunicaten-Cyclostomen dienen, wäre nicht ein wichtiger Umstand zu berücksichtigen, den ich oben aufgedeckt habe. Die Wimperrinnen hinter dem Schlundsegel des *Ammocoetes* sind der letzte Rest derjenigen Kiemensack-Ausstülpungen, welche nach den geltenden Homologie-Bestimmungen als Homologa der Spritzlochspalten betrachtet werden müssen.

Ich habe oben erwähnt, welche Irrthümer die früheren Bearbeiter der Cyclostomen begangen haben, als sie die Pseudobranchie oder Spritzlochspalte im Embryo oder den jüngsten Larven des *Ammocoetes* entweder leugneten, oder aber frühzeitig völlig zu Grunde gehen ließen. Schritt für Schritt kann man vielmehr mit größter Sicherheit die Umwandlung der anfänglich groß und deutlich angelegten Kiemensack-Ausstülpungen in diesen wimpernden Halbcanal beobachten, eben so wie man die ursprüngliche Lagerung der ersten Anlage der Thyreoidea in unmittelbarer Nachbarschaft der beiden seitlichen Spritzlochtaschen und ihr allmähliches gleichmäßiges Wandern nach hinten wahrnehmen kann. An der Identität dieser beiden Wimperrinnen mit den Spritzloch-Ausstülpungen der jüngsten Larven ist kein Zweifel möglich.

Um diese Identität aber noch deutlicher hervortreten zu lassen, habe ich aus einem entsprechenden Embryonalstadium des *Torpedo* auf Taf. 4 Fig. 7*a*—*k* Querschnitte abbilden lassen, welche beweisen, dass auch bei den Selachiern die ventrale Partie der Spritzlochkieme zwar nicht mehr gegen das Ectoderm sich öffnet, aber als entodermale Rinne (Fig. 7 *ventr.Spr.*) in genau derselben Weise gegen die Mittellinie der Bauchwandung des Darmes zusammenläuft, wie bei *Ammocoetes*, und ihr Ende gleichfalls dicht an der unpaaren medialen Einsenkung der Thyreoidea findet; hieraus lässt sich die doppelte These erweisen: einmal, dass jene Flimmerrinne wirklich die umgewandelte Pseudobranchie oder Spritzlochkieme ist, dann aber, dass jenes merkwürdige Organ des *Ammocoetes* in der That der Thyreoidea homolog ist — eine Meinung, die zwar von den Handbüchern aufgenommen, aber niemals mit voller Überzeugung adoptirt war, da sie nur auf jenen oben citirten Untersuchungen W. Müller's basirte, die von keiner Seite geprüft waren.

Wenn aber diese Wimperrinnen des *Ammocoetes* aus einer Umwandlung der Spritzlochtaschen des *Ammocoetes*

hervorgehen, wenn sie ferner durch »Lagerung und Anordnung« als identisch mit den Schlund-Wimperstreifen der Tunicaten angesehen werden müssen — nun so bleibt kein Ausweg übrig — so müssen die Schlundwimperstreifen der Tunicaten eben auch durch die Umwandlung einer bei ihren Vorfahren vorauszusetzenden Spritzlochspalte erklärt werden und mit Recht den Namen Pseudobranchialrinne führen.

Aber die Spritzlochsäcke und Spalten sind keine Bildung sui generis, sie sind nur die vordersten der metamerisch angeordneten, aller Welt bekannten Kiementaschen der Selachier und übrigen Vertebraten: wie denn auch in den ersten Stadien des *Ammocoetes* diese Taschen völlig homodynam mit den auf sie folgenden sieben Paaren sind, so sehr, dass es Scott angezeigt schien, eine den Selachiern und Cyclostomen gemeinsame, hypothetische Stammform *Octotrema* zu postuliren.

Muss also für die Tunicaten-Wimperrinne eine vorgängige Spritzlochspalte postulirt werden, so geht das nicht, ohne den Tunicaten auch genealogische Rechte auf dieses hypothetische *Octotrema* zu vindiciren, welches wohl später von einem *Polytrema* noch abgeleitet werden dürfte. Damit aber werden sie Nachkommen von Fischen, nicht umgekehrt.

In der vorigen »Studie« hatte ich nun schon für die Thyreoidea den morphologischen Werth einer zwischen Spritzloch und erster Kiemenspalte ausgefallenen Kiementasche in Anspruch genommen. Aus den bisherigen Darlegungen würde dann also auch folgen, dass der Endostyl der Tunicaten gleichfalls eine umgewandelte, zwischen Spritzloch und Hyoidspalte belegene Kiemenspalte sei. Da nun die Verhältnisse des Petromyzon, bei welchem das große Organ des *Ammocoetes* zu Follikeln zerfällt, sich näher an die der übrigen Vertebraten anschließen, als das Tunicaten-Endostyl, welches sich nur mit der larvalen Configuration der Cyclostomen-Schilddrüse vergleichen lässt, so gewinnt meine schon im »Ursprung der Wirbelthiere« p. 43 ff. erörterte Auffassung von der Interpolation des *Ammocoetes*-Zustandes in den Entwicklungsgang des *Petromyzon* neue Stützen, und ganz besonders auch die Meinung, dass *Ammocoetes*-artige Vorfahren geschlechtsreif geworden seien, und dass solchen Vorfahren die Tunicaten ihre Existenz verdanken.

Denn in der That — stellt man sich vor, dass die ursprüngliche Anlage der *Ammocoetes*-Thyreoidea statt durch die verschiedenen Diaphragmen vom Boden des Darmes sich abzulösen, in der einfachen Vertiefung der bauchständigen Wandung des Kiemendarms bestehen bliebe

und in dieser Verfassung die histologischen Umwandlungen erleide, welche sie später als abgeschnürter Sack wirklich erleidet, so wird es nicht schwer sein, darin die Hypobranchialrinne der Tunicaten unmittelbar wieder zu erkennen. Dann würde auch die Einmündung der zur Pseudobranchialrinne gewordenen Spritzlochspalte nicht so weit nach hinten gerathen sein, sondern wie bei den Tunicaten gleich am Anfangstheil der Thyreoidea einlaufen, es würde nicht zur Bildung der verschiedenen Säcke kommen, und die Decklamelle würde eine einfache Membran von Epithelzellen zwischen den Drüsen-Flimmerabschnitten und der Kiemendarmwandung sein.

Ob die Vorfahren der Tunicaten nun wirklich für ihr Endostyl Stadien durchgemacht haben, wo dasselbe sich näher an die Gestaltung der *Ammocoetes*-Schilddrüse anschloss, muss dahingestellt bleiben: vielleicht lehrt eine umfassender angestellte Untersuchung aller Tunicaten noch Stadien kennen, die auf die Entscheidung dieser Frage mehr Licht werfen. Da aber unzweifelhaft Rückbildungen im Organismus der Tunicaten Platz gegriffen haben — der ganze Schwanz, ein großer Theil des Rumpfes, die Chorda, die Urwirbel, die Nieren etc. etc., das Alles scheint geschwunden — so ist es ja wohl nicht zu weit gegangen, auch eine Veränderung der Schilddrüse anzunehmen.

Es lässt sich aber offenbar noch weiter gelangen, wenn man die Function des Organes in Betracht zieht. Durch Fol u. A. ist nachgewiesen, dass eine reichliche Schleimabsonderung die Function des Endostyls bildet. Der Schleim scheint dazu bestimmt, die Nahrungspartikel in den Oesophagus gelangen zu lassen, die Flimmerzellen, Wimperrinnen etc., sind die Vehikel, welche dafür sorgen.

Dass diese Art der Ernährung eine absonderlich ursprüngliche sei, wird Mancher Mühe haben zu glauben. Man fragt: ehe das Endostyl sich bildete — wie ernährten sich denn da die Vorfahren der Tunicaten? Offenbar waren sie frei schwimmende Geschöpfe und damit in der Lage, ihre Nahrung durch Jagd selbst zu packen. Da bedurfte es doch gewiss anderer Einrichtungen, als des Endostyls, der Schleimabsonderung und der Wimperrinnen — ähnlich wie die Vorfahren der Cirripeden sicherlich auf anderem Wege für ihre Ernährung sorgten, als durch Veranstaltung von kleinen Strudeln, welche alles in ihren Bereich Gelangende dem Munde zuführten. Als die Vorfahren der Cirripeden schwammen, hatten sie sicherlich anders geartete Extremitäten, als die Rankenfüße der jetzigen Lepadiden und Balaniden: eben so werden auch die Vorfahren der Tunicaten anders geartet gewesen sein, und die Schleimabsonderung des Endostyls und die Wimperrinnen des Kiemensackes

werden erst secundäre Hilfsmittel bei der Ernährung gewesen sein, ehe sie die ausschließlichen wurden.

Ich habe nun schon oben citirt, dass ein Wimperschnurapparat durch SCHNEIDER bei *Ammocoetes* nachgewiesen ist, und CALBERLA hat die Schleimabsonderung der Schilddrüse der eben ausgeschlüpften Larven beobachtet. Es muss erlaubt sein, einen Functionszusammenhang dieser Bildungen mit denen der Tunicaten aufzusuchen.

Ammocoetes lebt im Schlamme, und schon die allerjüngsten Larven bohren sich in denselben ein. Wenn schon directe Beobachtungen noch fehlen, so muss doch angenommen werden, dass die Schleimabsonderung und die Wimperung einigen Antheil an den Ernährungs- oder Athmungsfunctionen nehmen, welche bei den im Schlamm lebenden Geschöpfen statt haben. Könnte nicht daran gedacht werden, dass die festen Theile des Schlammes, trotz aller Durchsiebung seitens der Mundtentakel und des Velums doch im Stande sind, die Darmepithelien zu beschädigen, wenn nicht ein reichlicher Schleimüberzug sie schützt, und dass die Wimperrinnen dazu bestimmt sind, diesen Schleim an die bedrohtesten Stellen zu befördern, und von dieser Function ihren Ausgangspunkt genommen haben? Einmal hervorgebracht, ist es nicht auffallend, diese nützliche Bildung weiter ausgedehnt zu sehen und der ganzen Nahrungsmasse dadurch eine schleimige Beimischung verliehen zu sehen, welche ihre weitere Beförderung in und durch den Darm begünstigt. Es ist ja gar nicht unmöglich, dass der Schleim nicht bloß mechanisch einhüllend, sondern auch chemisch auflösend wirkt, so dass eine wirklich verdauende Function diesen Structuren zuerkannt werden könnte. Dann würde leicht begreifbar, dass eine so günstige Einrichtung bei festsitzenden Thieren wie die Ascidien, oder bei flottirenden wie die Salpen, allmählich die Gesammternährung übernähme — und das Problem des Functionswechsels wäre gelöst. Es scheint mir wohl der Mühe werth, auf diese Gesichtspunkte hin sowohl den *Ammocoetes* wie auch die Tunicaten physiologischen Experimenten zu unterwerfen.

Eine solche Hypothese macht es dann verständlich, dass die Hypobranchialrinne der Tunicaten in ihrer ganzen Länge offen ist — denn so kann der abgesonderte Schleim leichter und rascher herausbefördert werden, als müsste er durch eine schmale Mündung erst durchpassiren. Das Problem würde damit seine Gestalt verändern: wir hätten vielmehr die Mündung und Organisationsweise des *Ammocoetes* verständlich zu machen, als die der Tunicaten.

Ich gestehe ehrlich, dass es mir einstweilen an brauchbaren Argu-

menten fehlt, das Zustandekommen der eigenthümlichen Organisation des *Ammocoetes* aus einem Paar nicht zum Durchbruch gelangender Kiemenspalten unter dem Gesichtspunkte des Functionswechsels zu begreifen. Übergangsstadien fehlen; die Verbindung der Cyclostomen mit den Selachiern, Teleostiern und Ganoiden liegt weit vor dem Silur, wie wir schon aus der Beschaffenheit und Anordnung der Hypophysis erschließen mussten; *Myxine* ist uns noch zu unbekannt, um Hilfe dort zu suchen: so bleibt also das Problem einstweilen bestehen, wie aus zwei ventral verschmelzenden Entoderm-Kiemensäcken das schleimabsondernde Organ des *Ammocoetes* hat hervorgehen können.

Hier will ich indess die weitere deductive Erörterung zunächst unterbrechen, um noch ein Element in meine Darlegungen aufzunehmen, dessen Bedeutung gewiss nicht unterschätzt werden wird: den *Amphioxus*.

3. Die Hypobranchialrinne des Amphioxus.

In dem schon wiederholt citirten Aufsatz W. Müller's wird auch zum ersten Mal darauf hingewiesen, dass ein der Hypobranchialrinne der Tunicaten homologes Organ sich bei *Amphioxus* vorfindet (l. c. p. 329). Da indessen jener Aufsatz sich nur als »Vorläufige Mittheilung« charakterisirt, so erhalten wir nur eine kurze Beschreibung ohne Abbildung dieser wichtigen Structur.

Nach W. Müller hat Rolph [1] das Organ untersucht und giebt davon auch Abbildungen, die aber mit Recht die Kritik des nach ihm arbeitenden P. Langerhans [2] herausgefordert haben, welcher seinerseits eine bessere Beschreibung und Abbildung liefert. Schließlich giebt noch Rohon [3] ein Urtheil ab.

Die genannten Forscher schließen sich alle mehr oder weniger bestimmt der Interpretation W. Müller's an, ihre Differenzen bestehen mehr in den Angaben über den thatsächlichen Befund.

Da nun die bisherigen Versuche, *Amphioxus* morphologisch zu verstehen, nichts weniger als gelungen sind, und die ausschweifendsten und einander widersprechendsten Deutungen, wie im Allgemeinen so auch für die einzelnen Theile seiner Structur, gemacht worden, so muss es wichtig sein, endlich einen festen Punkt zu gewinnen, von dem aus

---

[1] Unters. über den Bau des *Amphioxus*. Morph. Jahrb. II. p. 126 ff.

[2] Archiv f. mikr. Anatomie XII. p. 317.

[3] Unters. über *Amphioxus*. Denkschr. der math.-naturw. Classe der Acad. der Wiss. XLV. Wien 1882.

die Streitfragen gelöst werden können. Es ist darum von Bedeutung, die Structur der Hypobranchialrinne genau zu studiren und mit den oben dargestellten Gebilden der Petromyzonten und Tunicaten zu vergleichen. Stellt sich Identität heraus, nun so muss *Amphioxus* gleichfalls seinen Gang nach Canossa antreten und seine Pretentionen auf die Urvaterschaft abschwören.

Betrachten wir neben einander die Querschnitte der Thyreoidea des *Ammocoetes*, des Endostyls einer Ascidie und der Hypobranchialrinne des *Amphioxus* (Fig. 14, Fig. 23), so gewahren wir zunächst wesentliche Unterschiede in der Lagerung des Organes.

Bei *Ammocoetes* haben wir es mit einem sackförmigen Anhangsgebilde des Kiemendarms zu thun, bei der Ascidie mit einer offenen Vertiefung des Mittelraums des Kiemenkorbes, bei *Amphioxus* mit einer von unten nach oben eingestülpten leistenförmigen Erhöhung eben dieses Mittelraums des Kiemenkorbs. Diese Unterschiede scheinen an sich beträchtlich genug zu sein. Vergleichen wir nun aber zunächst das histologische Gefüge des Gebildes bei Tunicaten und *Amphioxus*, so springt es in die Augen, wie ähnlich beide Organe sind. Wir gewahren auch bei *Amphioxus* vier Längswülste, aus conischen Drüsenzellen gebildet (Fig. 23 *Dr.Z.*), wir sehen diese Drüsenzellen concentrisch um einen außen gelegenen Mittelpunkt geordnet, jede Zelle enthält einen am Boden gelegenen Kern; zwischen je zwei Drüsenzellwülsten liegt eine Anzahl flimmernder Zellen, deren Richtung im Gegensatz zu jenen radiär aus einander gehend ist, und schließlich sehen wir jederseits das ganze Gebilde begrenzt von einer allmählich sich verschmälernden Zone ähnlicher Zellen, wie die sind, aus welchen die Drüsenwülste bestehen. Diese Zone biegt nach außen und unten um und tritt in directe Verbindung mit den Zellen des Kiemenkorbes selbst.

Im Großen und Ganzen stimmt also diese Anordnung mit derjenigen des Tunicaten-Endostyls. Die Unterschiede sind nicht größer, als sie bei so weit von einander unterschiedenen Thieren zu gewärtigen sind, und jedenfalls sind die Ähnlichkeiten bei Weitem beträchtlicher als die Verschiedenheiten.

Leider kann ich über die embryonale Ausbildung der Hypobranchialrinne des *Amphioxus* keine Auskunft geben, da ich mir das entsprechende Material nicht verschaffen konnte, und die Arbeit HATSCHEK's noch nicht so weit gefördert ist, um diese Lücke zu ergänzen. So ist dadurch vor allen Dingen ein Vergleichspunkt ausgeschlossen, auf den sehr viel ankommt: Der Ursprung der Hypobranchialrinne und ihre etwaigen Beziehungen zu einer Pseudobranchialrinne, deren Vorhanden-

sein bei den Tunicaten und bei *Ammocoetes* von so fundamentaler Bedeutung ist. Am erwachsenen *Amphioxus* finde ich nichts, das einer solchen Rinne entspräche, selbst bei den kleinsten, von mir untersuchten Exemplaren, — 4 mm lang, — habe ich nichts davon wahrnehmen können.

Indessen reichen die Data über die histologische Beschaffenheit und die Lagerung des Organs bei *Amphioxus* meines Erachtens einigermaßen aus, um die Homologisirung mit den Tunicaten als richtig zu betrachten, — und dadurch wäre eo ipso die Homologisirung mit der Thyreoidea des *Ammocoetes* anerkannt und es blieben die Folgerungen daraus zu ziehen.

4. Folgerungen.

Am Schluss der »V. Studie« habe ich geäußert:

»*Durch diese veränderten Folgerungen (nämlich über die Homologien des Knorpelgerüstes der Petromyzonten-Kiemen) verändern sich die Grundlagen der bisherigen Phylogenie-Bestimmungen zwischen Cyclostomen und Fischen vollständig. Die Meinung in den sog. »äußeren« Kiemenbogen der Selachier den letzten Rest einer archaistischen Structur zu besitzen, welche aus Urzeiten herstammt und die Cyclostomen als letzte Reste dieser Urfische erscheinen ließ, stürzt zusammen; damit stürzt aber auch der stärkste Pfeiler der Brücke, welche die Fische mit Amphioxus und den Tunicaten verband — letztere treten in eine nahezu vollständige Isolirung, wenn man ihnen doch nach wie vor die Vorfahrenrechte der Wirbelthiere zuerkennen will. Dieser bisher allgemein gehegten Anschauung habe ich die entgegengesetzte gegenüber gestellt: in Cyclostomen, Amphioxus und Tunicaten degenerirte und reducirte Fische zu erblicken. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Hypothese ist freilich noch nicht erbracht, auch nicht einmal durch die hier gelieferte Auseinandersetzung von der Natur der Kiemenknorpel. Ich darf aber dennoch diesen Aufsatz mit dem Versprechen schließen, dass ich den Beweis in einer der nächsten »Studien« vollkräftig liefern werde, in denen aus einander gesetzt werden soll, wie gewisse Organe und Structuren der Cyclostomen, des Amphioxus und der Tunicaten nur erklärbar sind, wenn als ihre Vorfahren Fische angesehen werden, welche mit den heute lebenden Fischen die allernächsten phylogenetischen Beziehungen besaßen.*«

Ich gedenke dieses Versprechen jetzt einzulösen.

Es muss im Allgemeinen auffallen, dass gerade dasjenige Organ, welches ich mir als specifisch bedeutsam für diesen Beweis ausersehen habe, auch von Seiten der Anhänger der alten Abstammungstheorie als

ganz besonders beweisend ihrerseits in Anspruch genommen wird. Indess dieser Umstand wird vielleicht gerade am meisten dazu beitragen, die beiden Betrachtungsweisen zu confrontiren und ihren relativen Werth nicht nur für den vorliegenden Fall, sondern im Allgemeinen festzustellen.

Es wird mir darum gestattet sein, auch hier wiederum wörtlich zu citiren, was seitens des hervorragendsten Vertreters jener Anschauung mit Bezug auf die Hypobranchialrinne-Thyreoidea gesagt wird.

In seinem »Grundriss der vergl. Anatomie 2. Aufl.« p. 578 u. 579 sagt Gegenbaur:

»*Als eines aus der primitiven Kopfhöhle sich differenzirenden Organes ist noch der Hypobranchialrinne und ihrer Derivate Erwähnung zu thun. Amphioxus besitzt sie in der Länge der Kiemenhöhle. Unter den Cyclostomen ist sie nur noch während des ersten Larvenstandes von Petromyzon beobachtet. Da sie nicht längs der ganzen Kiemenhöhle sich erstreckt, scheinen im Vergleich zu den Tunicaten schon Reductionen vorzuliegen. Mit der Differenzirung des als Zunge fungirenden Organs tritt die Rinne fernere Rückbildungen ein und geht in einen allmählich vom oberen Raum sich abschnürenden Canal über, der endlich sich vollständig trennt. Beim ausgebildeten Thiere verwandelt er sich in einen vom zweiten bis vierten Kiemensackpaar sich erstreckenden Complex mit Epithel ausgekleideter Follikel und bildet damit ein in physiologischer Hinsicht räthselhaftes Organ, die Gl. thyreoidea (Schilddrüse).*

Bei den Gnathostomen kommt es nicht mehr zur Bildung einer längere Zeit bestehenden Rinne, vielmehr schnürt sich an der homologen Stelle ein Fortsatz der Kopfdarmhöhle ab und bildet einen unpaaren, von Epithel ausgekleideten Follikel. Unter allmählicher Sprossung löst sich dieser in eine Summe einzelner Follikel auf, die durch Bindegewebe vereinigt bleiben. Bei Fischen liegt das Organ wenig weit von seiner Bildungsstätte entfernt, am vorderen Ende des Kiemenarterienstammes, zwischen diesem und der Copula des Zungenbeinbogens. Bei den Amphibien findet man die Thyreoidea in der Kehlgegend als paariges Knötchen (unpaar bei Proteus) an der inneren Fläche der hinteren Zungenbeinhörner, zuweilen in mehrere Gruppen vertheilt. Unpaar, dicht vor den Aortenbogen liegend, erscheint sie bei den Reptilien, paarig dagegen bei Vögeln in der Nähe des Ursprungs der Carotiden. In beiden Abtheilungen entfernt sie sich somit weit von der ersten Bildungsstätte, was durch das Zurücktreten der großen Arterienstämme beeinflusst scheint. Unter den Säugethieren wird sie bei Monotremen, vielen Beutelthieren und manchen anderen gleichfalls in zwei Theile getrennt, während sie sonst ihre beiden

seitlichen Massen durch eine mediane Querbrücke (Isthmus) verbunden zeigt.

Die Fortdauer dieses schon bei den niederen Wirbelthieren seine ursprüngliche Bedeutung aufgebenden Organs in der langen Reihe höherer Formen wird aus phylogenetisch sehr frühzeitig erfolgter Vererbung verständlich (?), und zwar einer Einrichtung, deren Function bei Tunicaten mit der Nahrungsaufnahme in wichtiger Beziehung stand.«

Die letzten Zeilen dieser Erklärung sind es wesentlich, welche wir hier etwas näher analysiren müssen.

Die Thyreoidea der höheren Wirbelthiere ist also nach GEGENBAUR hervorgegangen zu denken aus der Hypobranchialrinne der Tunicaten. Letztere wird charakterisirt als eine »Einrichtung, deren Function mit der Nahrungsaufnahme in wichtiger Beziehung stand«. So unbestimmt diese Definition auch ist, so bietet sie doch die Elemente zu weiterer Analyse. Wollen wir uns aber ein einigermaßen anschauliches Bild davon machen, wie GEGENBAUR sich im Allgemeinen die Thiere vorstellt, welche »*durch phylogenetisch sehr frühzeitige Vererbung*« den höchsten Wirbelthieren ein »*in seiner Function räthselhaftes Organ*« hinterlassen haben, welches schon bei den »*niedersten Wirbelthieren seine Bedeutung aufgegeben hat*«, so müssen wir auf p. 410 ff. nachlesen, wie GEGENBAUR die Tunicaten charakterisirt.

Zunächst verdient hervorgehoben zu werden, dass GEGENBAUR durch die Absonderung der Tunicaten von den Mollusken und durch die Errichtung einer eigenen Abtheilung, welche »*den Werth eines besonderen Thierstammes*« verleihen soll, »*die bedeutenden Eigenthümlichkeiten der Organisation der Tunicaten in ihr Recht setzen will*«. Diese Eigenthümlichkeiten »*lassen verwandtschaftliche Beziehungen mit niedersten Vertebraten unschwer erkennen,*« — — »*nur sei bemerkt, dass der Mangel einer klar ausgesprochenen Metamerie des Körpers einen Anschluss an die Vertebraten nicht gestattet, wie auch immer Andeutungen einer Bildung von Folgestücken an einzelnen Körpertheilen bestehen mögen*«.

Diese Citate geben freilich wieder Grund zu beträchtlichen Einwürfen.

Der Anschluss an die Vertebraten soll durch den Mangel einer klar ausgesprochenen Metamerie unmöglich gemacht werden — dennoch aber soll die Hypobranchialrinne dieser nicht segmentirten Geschöpfe in der Schilddrüse der höchsten Wirbelthiere ihren genealogisch ununterbrochenen Zusammenhang bewahren. Was setzt eine solche Anschauung für Annahmen voraus? Es wird lehrreich sein, das einmal im Speciellen zu erörtern.

Nach Gegenbaur (l. c. p. 430) »*bildet der Besitz eines die Längsachse des Körpers durchsetzenden Skeletts, so wie die Gliederung des Körpers in eine Anzahl von Metameren (Urwirbel) die wesentlichsten Charaktere der Wirbelthiere. Durch die Metamerie scheiden sie sich von den Tunicaten, zu denen, als der einzigen Abtheilung unter den Wirbellosen, nähere Beziehungen nachweisbar sind. Entferntere bestehen zu den Würmern, die ja auch für die meisten übrigen Stämme Verknüpfungen erkennen lassen.*«

Was sind nun aber »*Metameren*« nach Gegenbaur? Die Antwort finden wir l. c. p. 64 ff.: »*Mit dem Wachsthum des Körpers zu bedeutenderer Länge sehen wir den Beginn der Zerlegung des Organismus in einzelne sich folgende Abschnitte, äußerlich bemerkbar durch trennende Einschnitte oder durch regelmäßige Vertheilung von Anhangsgebilden, Fortsätzen des Körpers; innerlich ausgeprägt durch die Anordnung der Organe nach den einzelnen sich folgenden Abschnitten. Wir bezeichnen diese Segmentirung des Körpers als Metamerie, die einzelnen Segmente sind Folgestücke, Metameren. Die den Körper gliedernde Metamerie beruht wiederum auf einer Differenzirung (?). Aus dem anfänglich Gleichartigen geht Verschiedenes hervor, und die einzelnen Metameren sind verschieden, sie sind etwas Neues im Gegensatz zum früheren Zustande, sie sind aber auch bei aller Gleichartigkeit verschieden unter sich, nämlich durch die ihnen zukommende Lage.*

Die Metamerie ist nicht überall, wo sie wahrnehmbar, gleich deutlich ausgeprägt. Bald zeigt sie sich an diesem oder jenem Organ oder Organsystem mehr als an einem anderen, und bei wieder anderen Organen kann sie gänzlich vermisst werden. Sie lässt Zustände des Beginnes und der nicht ausgeführten Beendigung mannigfach erkennen. Wo man sie am vollständigsten entfaltet antrifft, beherrscht sie den ganzen Organismus, ist an allen Organen ausgeprägt, so dass jedes Metamer seine besonderen Organe besitzt, und einzelne allen Metameren gemeinsame Organsysteme wieder nach den Metameren besonders differenzirt erscheinen (Bauchganglienkette). Der Organismus wird dadurch zu einem vieltheiligen. Daran knüpfen Zustände an, in welchen den Metameren eine selbständige Bedeutung zukommt. In dem Maße als ein Metamer die Abhängigkeit vom Gesammtorganismus durch die Ausbildung seiner eigenen Organe aufgiebt, emancipirt es sich vom Ganzen, und gewinnt die Befähigung zu freier Existenz. Daher leiten sich manche Erscheinungen ab, die man als Sprossung bezeichnet (Würmer).

Ein causales Moment für die Metamerie darf wohl, wie oben angedeutet, im Wachsthum gesucht werden. Man kann sich vorstellen, dass

mit dem Auswachsen des Körpers in die Länge an einzelnen daran theilnehmenden Organsystemen eine stellenweise, für den Organismus praktisch werdende Ausbildung Platz greift. So ist die äußerliche Metamerie mit der Beweglichkeit des Körpers in Zusammenhang zu bringen, und vielleicht nimmt von da aus die gesammte Erscheinung ihren Anfang. Manche Thatsachen sprechen dafür. Jedenfalls sind zahlreiche Beispiele für die allmähliche Ausbildung der Metamerie vorhanden, die nicht sofort an allen Organsystemen sich ausspricht. Eine sichere Begründung steht noch aus. Das gilt auch bezüglich des Zusammenhangs mit der Sprossung, die wiederum vom Wachsthum sich ableitet. In manchen Fällen hat es zwar den Anschein, als ob die Sprossung zur Metamerie hinführe, so dass die Metameren Sprossen vorstellten, die mit dem Organismus in Zusammenhang blieben, und nur in vereinzelten Fällen eine höhere Individualitätsstufe erreichten. Allein einer Verallgemeinerung der Bedeutung dieses Vorganges stehen viele Thatsachen unvollkommener Metamerie im Wege, so dass in ihm keineswegs der ausschließliche Grund der Metamerie gefunden werden kann.«

Dass aus den vorstehenden Darlegungen besonders klar würde, was ein Metamer, ein Segment sei, darf man wohl bezweifeln. Das Einzige, völlig Zweifellose in denselben erscheint mir das Bekenntnis »*Eine sichere Begründung steht noch aus!*«

Ich mache daraus Prof. Gegenbaur nicht den geringsten Vorwurf. Die Frage: »was ist, wie entsteht ein Segment, ein Metamer?« ist in der That die schwerste, tiefstgehende, weitgreifendste, welche meines Erachtens in der Morphologie aufgeworfen werden kann. Fast jeder Autor, der sich daran versucht hat, sie zu lösen, geräth auf weitschweifige Auseinandersetzungen, die um so labyrinthischer werden, je sicherer er zu fühlen beginnt, er habe keine Antwort. Man classificirt, systematisirt, man erfindet neue und immer neue Kunstausdrücke, — aber Niemand vermag zu sagen: so entstand das erste Segment im Thierreich.

Wenn ich also nachstehend die obigen Auseinandersetzungen Gegenbaur's als nicht stichhaltig bezeichne, so ist diese Kritik nur in so weit eine vorwurfsvolle, als Prof. Gegenbaur sich der zahlreichen Widersprüche hätte bewusst zeigen sollen, in die er sich verwickelt hat. Besseres und Definitives an die Stelle zu setzen, bin ich selber keineswegs im Stande: nur darum ist mir hier zu thun, die Metamerie nicht als Kriterium für eine Scheidung der Tunicaten und Vertebraten gelten zu lassen.

Gegenbaur sagt, dass die Metamerie »*mit dem Wachsthum des Körpers zu bedeutenderer Länge beginne*«. Immer? Offenbar nicht. Nach

Gegenbaur's eigenen Worten (l. c. p. 138) »*zerfällt bei den Rotatorien der hintere Leibesabschnitt in Anpassung an die Bewegung in eine Anzahl von Segmenten*«. Die kleinsten Copepoden sind gleichfalls ausgezeichnet segmentirt. Beide Gruppen gehören gewiss zu den kleinsten Geschöpfen. Andererseits heißt es: »*Angedeutet ist die Metamerie bei den Nemertinen in einzelnen Organsystemen. Auch bei den Gephyreen ist sie noch keineswegs allgemein, denn mehrere Organsysteme stehen noch außerhalb ihres Bereiches.*« Nemertinen werden oft meterlang. Gephyreen sind voluminöse Thiere. Wieder heißt es: »*Mit der Ausbildung der Metamerie betritt der Organismus eine höhere Organisationsstufe.*« Andererseits lässt Gegenbaur aber die nicht segmentirten Mollusken von gegliederten Thieren abstammen, so dass man nicht weiß, ob sie höher oder niedriger, primitiver oder abgeleiteter erscheinen.

Bei so schwankender Definition der Metamerie wird es wohl unthunlich sein, diese als Kriterium für eine Trennung der Tunicaten von den Vertebraten anzusehen. Wenn die Mollusken früher gegliedert waren, — was ich hier weder behaupte, noch leugne, — warum können dann die Tunicaten nicht auch gegliedert gewesen sein? Die Tunicaten werden als in genealogischer Beziehung mit *Amphioxus* stehend angesehen, jene als ungegliedert aber zu einem eigenen Thierstamm erklärt, dieser als gegliedert den Vertebraten angeschlossen. Man fragt: was waren denn für Einflüsse thätig, die den *Amphioxus* gliederten, ihn aus ungegliederten tunicatenartigen Vorfahren entwickelten? Und wie erklärt es sich, dass in der embryonalen Entwicklung die Gliederung des *Amphioxus* durch Urwirbel so sehr viel früher auftritt, als die Ausbildung der Kiemenspalten, des Herzens, der unpaaren Flossen etc. etc.? Wenn der ungegliederte, tunicatenähnliche Körper die Grundlage des *Amphioxus* und aller übrigen Wirbelthiere abgiebt, warum verkehrt sich denn die Reihenfolge dieser Bildungen in der Ontogenese der Vertebraten? Gerade die Scheidung in Kiemendarm und eigentlichen Darm sollen ja Tunicaten und Vertebraten gemein, — ja letztere von den ersteren oder von gemeinsamen Vorfahren überkommen haben: wesshalb also tritt diese Gemeinsamkeit nicht von vorn herein auf? Freilich wird an anderer Stelle wieder behauptet, das Kiemenskelett des *Amphioxus* lasse sich auf die Einrichtungen der übrigen Vertebraten nicht beziehen, »*beide stellen sehr verschiedene Typen dar*« (l. c. p. 492). Also bleiben nur die Kiemenspalten, ohne Skelett übrig, als homologisirbar. Diese wären dann wiederum mit den Kiemen-Einrichtungen der Tunicaten zu identificiren, welche letzteren somit in den heutigen Kiemenspalten der Fische wieder zu erkennen wären. *Amphioxus* wird

aber citirt zum Beweise, dass die Fische und übrigen Vertebraten einstmals unter ihren Vorfahren Thiere mit sehr viel mehr Kiemenspalten besaßen, als ihre heutigen Nachkommen. Danach also muss man annehmen, dass wenigstens die vordersten Kiemenspalten des *Amphioxus* mit den Kiemenspalten der heutigen Fische homolog sind, — und somit auch mit den Kiemenspalten der Tunicaten. Denn wollte man sagen, nur im Allgemeinen sei die Scheidung eines vorderen, der Athmungsfunction dienenden Abschnittes das Tunicaten und Vertebraten Gemeinsame, so hätte man entweder gar nichts gesagt, oder aber auf noch weiter zurückliegende Gemeinsamkeit hingewiesen, die man nicht näher charakterisiren kann. Denn wie athmet der vordere Darmabschnitt bei beiden Gruppen anders, als durch Kiemenspalten? Diese also müssen als gemeinsam, als homolog angesehen werden.

In der Charakteristik der Körperform der Vertebraten heißt es aber bei GEGENBAUR (l. c. p. 436 ff.):

»*Von größeren Körperabschnitten sind drei auch in den niedersten Abtheilungen unterscheidbar. Der vordere birgt eine respiratorische Vorkammer des Nahrungscanales und ist demgemäß (!) durch seitliche Durchbrechungen der Leibeswand ausgezeichnet. Er trägt die höheren Sinnesorgane und lässt bei den Cranioten durch Concrescenz und Differenzirung den Kopf entstehen.*

Der zweite Abschnitt, bei Amphioxus am dorsalen Theile ohne scharfe Grenze dem vorhergehenden sich anschließend, bildet den die Leibeshöhle mit ihren Contentis bergenden Rumpf, der nur durch die Canalöffnung vom letzten oder caudalen Körpertheil abgegrenzt ist, und damit diesen äußerlich wenig gesondert erscheinen lässt.

Diesen Abschnitten sind wir schon bei den Tunicaten begegnet. Bei den Ascidienlarven besitzt der vorderste, später zum Haupttheile des Körpers sich ausgestaltende Abschnitt die Anlage der Athemhöhle, und den die Sinnesorgane tragenden Theil des Nervensystems. Daran schließt sich eine wenig gesonderte Strecke mit dem Darmrohr, und geht ohne scharfe Grenze in den caudalen Abschnitt über. Die erste Ausprägung der Anlage des Kopfes oder seines Äquivalentes bei allen Vertebraten lässt ihn als den phylogenetisch ältesten Körpertheil deuten[1]*, und giebt einen Fingerzeig auf jene Zusammenhänge ab.*«

Hiernach besaßen die Ascidien schon die Hauptabschnitte des Wirbelthierkörpers, — nur ohne Metamerie. Was brachte aber denn die

[1] Sollte wirklich ein Abschnitt, der den Kopf trägt, älter gewesen sein, als z. B. der After?

Nachkommen der Tunicaten, oder gemeinsamer Vorfahren, dazu, sich zu segmentiren? Oben hieß es: das Wachsthum des Körpers zu bedeutenderer Größe. Bleibt es aber auch bei den Tunicaten bei diesem Motive?

Suchen wir weitere Klarheit zu schaffen, z. B. durch die Sinnesorgane.

Das Auge der Vertebraten soll schon bei den Tunicaten vorgebildet sein (l. c. p. 551).

»*Das Auge der Wirbelthiere erscheint im Wesentlichsten ähnlich gebaut wie bei höher entwickelten Abtheilungen niederer Thiere, allein schon in der Ontogenie des Organs spricht sich ein anderer Typus aus, der nicht minder in der feineren Structur wiederkehrt. Wir haben desshalb keine unmittelbare Verknüpfung mit den relativ ausgebildeten Zuständen des Sehorganes anderer Thierstämme und treffen nur bei Tunicaten Andeutungen hierfür. Auch bei Ascidienlarven wird das Auge nicht direct vom Ectoderm her, sondern vom vorderen Abschnitte des Centralnervensystems angelegt. Viel tiefer steht das, was man bei Amphioxus als Auge bezeichnet: einen dem vorderen Ende des Centralnervensystems aufgelagerten variablen Pigmentfleck.*«

Das Auge der Wirbelthiere war also schon bei den Tunicaten vorgebildet.

Vom Gehörorgan sagt Gegenbaur aus: es werde bei den Acraniern vermisst.

Vom Geruchsorgan heißt es: bei den Leptocardiern ist die Riechgrube unpaar.

Da aber auch das Auge der Tunicaten unpaar ist, so beweist diese Unpaarheit nichts gegen diese Homologisirung mit der Flimmergrube der Tunicaten; auch die Otolithenbläschen der Tunicaten könnten vielleicht homolog gedacht werden mit den gleichen Sinnesorganen der Vertebraten. Behauptet wird das aber nicht im »Grundriss der vergl. Anatomie«.

Waren nun aber all diese Organe angelegt, war auch die Chorda, der Ruderschwanz, der Darm, die Geschlechtsorgane, kurz Alles da — warum trat keine Segmentation ein? Warum erst bei den Stadien zwischen Tunicaten und *Amphioxus*?

Wir erhalten keine Antwort — wir bleiben in Widersprüchen stecken, die zu vermehren sehr leicht wäre, wollte ich noch aus dem Hauptwerke des Autors, aus den »Grundzügen der vergl. Anatomie 2. Aufl.« die auf p. 576 u. 577 gegebenen Auseinandersetzungen anführen.

Eins aber wird Jedermann aus den bisher citirten Äußerungen klar geworden sein: die außerordentlich große, zeitliche Entfernung, in welche nach der Autorität des hervorragendsten Vertreters der Tunicaten-*Amphioxus*-Abstammungstheorie die Tunicaten als Stammgruppe von den Vertebraten gesetzt werden. Diese zeitliche Entfernung möge man ermessen, wenn man bedenkt, dass vor der Segmentation des Wirbelthierkörpers doch kaum die Rede von der Ausbildung ihrer Spinalnerven, der Muskeln, der Blutgefäße in einer die heutige Vertheilung anbahnenden Disposition, der Kiemen etc. gewesen sein kann; dass noch viel weniger irgend eine Spur des Skelettes vorhanden gewesen, dass keine Segmentaltrichter, also auch keine Nieren, keine Flossen, keine Seitenlinie — kurz dass so gut wie nichts von den wirklich heute bei Fischen bestehenden Structuren vorhanden gewesen sein konnte.

Und dann möge man bedenken, wie viel Wahrscheinlichkeit für die Behauptung bestehe: die Hypobranchialrinne, diese höchst specialisirte Einrichtung des Tunicaten-Organismus habe sich in den *Amphioxus* fortgesetzt, sei bei Cyclostomen im *Ammocoetes*-Stadium noch vorhanden und werde in der Thyreoidea der höheren Thiere noch heute aufbewahrt!

Wenn ein solches Resultat aus den bisher angewandten phylogenetischen Methoden erwächst, dann ist es allerdings höchste Zeit, diese Methoden gänzlich über Bord zu werfen.

Anders stellt sich dies genealogische Verhältnis aber, wenn Fische, cyclostomenartige Fische als Vorfahren sowohl des *Amphioxus*, als der Tunicaten angenommen, und Reduction und Degeneration als die Ursachen ihrer so kümmerlichen heutigen Organisation betrachtet werden.

Die Tunicaten sind danach unmittelbare Abkömmlinge von cyclostomenähnlichen Fischen. Ein zuverlässiger Anhalt für die Richtigkeit dieser Annahme ist erbracht durch den Nachweis der Homologie der Hypobranchialrinne mit der Thyreoidea des *Ammocoetes*, und der sog. Schlundwimperrinne mit der Pseudobranchialrinne. Dass die Wimperrinne des *Ammocoetes* unmittelbar aus der Umwandlung der Pseudobranchie, d. h. desjenigen entodermalen Kiemensackes entsteht, welcher der Pseudobranchie der Fische homolog ist, lehrt die jeden Augenblick zu wiederholende Beobachtung. Wie die Wimperrinne der Tunicaten mit jener des *Ammocoetes* zu homologisiren ist, habe ich in der obigen Auseinandersetzung anzudeuten versucht. Ihre Lagerung, ihre Einmündung am Beginn der Hypobranchialrinne, ihre Nachbarschaft mit

einem großen Gefäß, erschienen mir zuverlässige Stützpunkte. Dass es auf den ersten Blick paradox erscheint, in einer Wimperrinne der Ascidien, dieser unförmlichen Säcke, das Homologon der Spritzlochkieme der Haifische, der Pseudobranchie der Teleostier, der Tuba Eustachii der höheren Vertebraten und des Menschen wieder erkennen zu sollen, will ich gern zugeben — aber Schuld an dieser scheinbaren Paradoxie bin nicht ich, sondern die bisherige Tradition, welche sich kurzsichtig und halsstarrig erwies. Nimmt man einmal die hier behauptete Homologie als bewiesen an, so zweifle ich nicht, dass auch eine Menge anderer Probleme der Tunicaten-Organisation sich leicht auflösen werden, und ich würde schon jetzt darauf eingehen, die Analyse der Tunicaten-Organisation in phylogenetischer Beziehung weiterzuführen, wäre es nicht von Wichtigkeit, zuvor weitere Analysen des Fischkörpers vorzunehmen.

Nur Eins möchte ich noch aussprechen.

Wenn wir also bei den Tunicaten so energische Reductionsprocesse einer ursprünglich hohen und höchsten Organisation annehmen dürfen: lässt sich nicht ein Einblick in die Agentien dieses Processes thun? Lassen sich nicht wenigstens begründete Vermuthungen aussprechen über die Einflüsse, welche aus den seiner Zeit im Meere dominirenden Vorfahren der Tunicaten so verkommene Geschöpfe wie die Appendicularien *Botryllus*, *Pyrosoma*, Salpen etc. der Gegenwart hervorgehen ließen? Wo war der Ausgangspunkt, welcher aus den gemeinsamen, hoch organisirten Stammformen der Fische und Cyclostomen Gestalten hervorbrachte, die sie so gänzlich von jenen verschieden erscheinen ließen, dass sie vor wenigen Jahren noch als Molluscoiden, dann als Würmer und jetzt als Tunicaten, Urochordaten etc. von einer Stelle des Systems zur anderen verwiesen wurden, also ein wahrhaft vagabundirendes Dasein führten? Welches Primum movens bewirkte ihre Umformung?

Ich habe mich früher bemüht, die degenerirenden Einflüsse des Cyclostomen-Lebens hervorzuheben, und aus diesen wenigen uns erhaltenen Typen die Gesichtspunkte zu gewinnen, welche zur Erklärung des Tunicaten-Stammes zu brauchen sind. Thiere, welche nicht mehr im Stande sind, oder es nicht mehr zu sein brauchen, im offenen Kampf ihr Dasein durchzusetzen, welche zur Beschaffung ihrer Nahrung den Weg parasitischen Lebens beschreiten, sind immer in Gefahr, — oder, wenn man andere Beurtheilungsmaximen anwendet, — sind immer in der Lage, Vieles von der ererbten Ausrüstung aufzugeben und mit weniger complicirten Mitteln ihr Dasein zu führen. Ein Haifisch braucht

starke Angriffs- und Vertheidigungswaffen, um seine Existenz zu führen; seine Sinnesorgane müssen gut entwickelt, seine Spürkraft — sei es Nase, Augen oder Ohren — in gutem Stande sein, falls er im Kampf ums Dasein nicht untergehen soll. Hätte er nur mächtige Kiefer und Zähne, ohne jene Spürorgane, so würde er es nicht weit bringen. Hätte er nur gute Sinnesorgane ohne starke Angriffswaffen, wäre er gleichfalls unfähig sich zu halten. Leider kennen wir zu wenig von seiner Existenzweise, um uns Rechenschaft davon zu geben, wie alle seine Organe wirken, welche Kräfte er wirklich besitzt, und für welche Situationen er, gerade so wie er ist, am besten ausgerüstet ist. Mit anderen Fischen und Seethieren geht es uns leider nicht besser: wir sind aufs Rathen angewiesen, — die Forschung hat theils der technischen Schwierigkeiten wegen, theils aus den ihr innewohnenden Entwicklungsgründen wenig Gelegenheit gehabt, nach jener Richtung zu arbeiten. Hoffentlich wird sie diesem Mangel in Bälde abhelfen. Wir können aber wohl verstehen, dass ein Fisch, der rasch und sicher zu schwimmen im Stande ist, andere Lebensvortheile hat, als ein langsam sich dahin schlängelndes Geschöpf; und wir werden uns daher nicht wundern, wenn die weniger raschen Schwimmer allmählich es aufgeben, im offenen Meere mit den ihnen hierin überlegenen Geschöpfen zu concurriren. Schlechte Schwimmer werden genöthigt sein, auf andere Weise für ihre Erhaltung, activ und passiv, zu sorgen: sie werden ihre Nahrung eben da suchen, wo sie auch leichter ihren Feinden entgehen, sie werden sich auf das Belauern, auf das Überfallen aus dem Hinterhalt einlassen, und damit bald die Fähigkeit des kräftigen Schwimmens gänzlich verlieren. Sie werden dann suchen, sich in Felsritzen, in Grotten etc. zu verstecken, werden sich an den Meeresgrund zurückziehen, eventuell sogar ganz in denselben einwühlen. Vielleicht haben die Vorfahren der Cyclostomen es auf diese Weise gelernt, sich an schlafende Fische anzusetzen, oder todte Fische zu fressen, — vielleicht fingen sie so an, Schlamm zu verschlucken, und dabei die organischen Elemente desselben zu ihrer Ernährung zu verwenden. Welche einzelnen Etappen dabei zurückzulegen waren, um aus einem normalen, mit Kiefern und Zähnen ausgestatteten Beißmaule ein Saugmaul herzustellen, mag dahingestellt bleiben: aus der Homologie des Kiemenapparates, den die »V. Studie« zum Theil behandelte, schien hervorzugehen, dass in der That Kiefer und ein Beißmaul vor dem kieferlosen Saugmaul vorhanden gewesen seien.

War aber einmal das Ansaugen gegeben, war ferner das Vergraben in Sand und Schlamm als sicheres Versteck gegen übermächtige Verfolger adoptirt, — nun so ist von da aus die Lebensweise des *Amphioxus*

und der Tunicaten nicht allzu schwer zu begreifen. Dann ist die Existenz des Ersteren und damit seine Structur als degenerirter Fisch gar nicht schwer zu verstehen. Dass er keine Augen, keine Ohren, eine schlechte Nase hat, ist dann eben so begreiflich, wie dass er keine Flossen, kein Skelett, kein complicirtes Gefäßsystem etc. besitzt. Was soll er damit? Das Verschlucken von Sand, resp. der im Sande oder im Wasser suspendirten organischen Elemente kann geschehen ohne Augen, Gehörorgane und mit mäßigem Geruchsvermögen. Flossen zum Steuern beim Schwimmen braucht d e r nicht, der nicht schwimmt, ein Skelett nicht, der keine complicirten und raschen Bewegungen macht; viele und verwickelte Gefäßbahnen sind überflüssig, wo wenig und einfache Organe bestehen. Dies Alles sind Einsichten, die aus der DARWIN'schen Theorie eo ipso zu folgern sind.

Andererseits ist alles Ansaugen und Festwachsen bei Geschöpfen aller Thierclassen mit den gewaltigsten Eingriffen in ihre ganze Structur verbunden. Wenn also die Vorfahren der Tunicaten, cyclostomenartige Fische, sich ansaugten, vielleicht einige ihrer nicht mehr als Kiemenspalten verwendeten Einstülpungen des Ectoderms zunächst als temporäre, allmählich aber als dauernde Saugnäpfe verwendeten, — nun so verloren sie zunächst ihre Schwimmorgane, vor allen Dingen also den Schwanz und so viel vom Rumpf, als sie entbehren konnten, vor Allem aber auch ihre Metamerie und bilaterale Symmetrie. Waren sie aber einmal festgewachsen, — was hätten sie noch für Verwendung für hoch organisirte Sinnesorgane? Gegen Feinde konnten sie sich doch nicht wehren, und ihre Beute konnte dicht an sie herankommen, sie hatten keine Greiforgane, sie festzuhalten. Sind nicht die Cirripeden auf gleiche Weise gänzlich umgestaltet und aus beweglichen Schwimmern zu jenen sonderbaren Gestalten der Lepadiden und Balaniden herabgesunken? Im »Ursprung der Wirbelthiere« habe ich die vermuthlichen Gründe angegeben, welche die Rhizocephalen zu so kümmerlichen, nur noch die Geschlechtsorgane beherbergenden Säcken werden ließen: — die Parallele mit den Ascidien ist in der That nicht abzuweisen. Wie weit in einzelnen Fällen dies Herabsinken gehen kann, ist wohl a priori nicht festzustellen: wir haben gar keinen Grund, es nicht für eben so unbegrenzt zu halten, wie die Vervollkommnungsmöglichkeit.

Es ist nun aber interessant, zu betrachten, welche Einflüsse solches Degeneriren auf die Ontogenie der degenerirten Geschöpfe hat. Wenn irgend wo, so ist auf diesem Gebiet der bisherige Dogmatismus noch ungebrochen. Wohin man sieht, wird die »einfache« Entwicklung des *Amphioxus*, der Tunicaten als das Paradigma citirt, nach welchem die

Wirbelthier-Entwicklung zu verstehen sei. Die Gastraeatheorie, die Coelomtheorie, sind auf diese »einfachsten« Typen zum größten Theile gestützt. Es ist freilich wahr, auch die übrigen Typen haben ihre Beisteuern zu diesen Werken der philosophirenden Morphologie geliefert: die Schwämme und Coelenteraten für die Gastraea, *Sagitta* für das Coelom. Aber dieselben principiellen Vorfragen, welche hier für *Amphioxus* und Tunicaten gestellt und entschieden wurden: sind sie primitiv oder reducirt? müssen erst für jene gestellt und zu beantworten gesucht werden, ehe die weitere Frage spruchreif wird: wie sind die Erscheinungen ihrer ontogenetischen Entwicklung zu beurtheilen? Die Larvologie wird ein anderes Gesicht annehmen, wenn einmal entschieden ist, dass die wimpernde Larve des *Amphioxus* zunächst nicht als Recapitulation eines Urzustandes, vielmehr als Interpolation eines gewaltig veränderten und reducirten Entwicklungsganges zu betrachten ist. Was konnte klarer scheinen, als die Disposition der Furchungsballen und ihrer Keimblätterderivate bei *Amphioxus* und den Ascidien? Was einfacher und beweisender? Sah es nicht aus, als ob dieser einfache Entwicklungsmodus unmittelbar aus den Händen der die ersten Organismen zeugenden Natur hervorgegangen sei? Und nun soll eine Welt von Complication erst stattgefunden haben, und diese Complication soll wieder gänzlich verschwunden sein, um den Schein der primitivsten Ursprünglichkeit übrig zu lassen? Was bleibt dann noch sicher, wenn dieser Grundstein schwankt?

Ich bedauere, dass ich es nicht zu sagen weiß, was sicher bleiben wird; ich meine aber, Eins wird sicherer werden, als es bisher war: nämlich die Methode genealogischen Forschens in der Morphologie.

In der kleinen Schrift »der Ursprung der Wirbelthiere« war ich so dreist, zu sagen, »*in dem Princip des Functionswechsels erwächst der genealogischen Forschung ein Schlüssel, dessen Zuhilfenahme bei Anwendung aller übrigen embryologischen, paläontologischen, vergleichend-anatomischen und physiologischen Untersuchungsmethoden die Lösung verwickelter Probleme in Aussicht zu rücken scheint. Es war bisher die gefährlichste Klippe genealogischer Untersuchungen, dass sie auf einseitig morphologischer Basis geschahen, ohne anders als gelegentlich und durch den sehr allgemein gehaltenen Ausdruck »Anpassung« an physiologische Elemente zu erinnern. Der Begriff des Functionswechsels ist rein physiologisch, er enthält die Elemente, aus denen vielleicht allmählich eine Entwicklungsgeschichte der Functionen hervorgehen wird, aber gerade darum wird er auch von großem Nutzen für die Morphologie, für die Entwicklungsgeschichte der Structuren sein, die ja schließlich nur der zur*

Gestalt projicirte Inhalt und Verlauf der Functionen sind und ohne diese nicht gedacht werden können.«

Ich bin heute, nach Verlauf von zehn Jahren, noch derselben Meinung geblieben, und habe manchmal wahrzunehmen geglaubt, dass die Anschauungsweise, deren Wesen ich in die Definition des Functionswechsels zusammenzufassen suchte, an verschiedenen Stellen bereiteren Eingang gefunden hat, als ich selbst, den dominirenden Traditionen zufolge, anfänglich glaubte.

Das Essentielle in der Anwendung des Princips des Functionswechsels in der phylogenetischen Forschung besteht in dem Aufsuchen der einzelnen, allmählich auf einander gefolgten Phasen der Umwandlungen der verschiedenen Organe. Die bisherige sog. »vergleichende« Untersuchung begnügte sich, so weit sie vergleichend anatomisch sein wollte, mit der Untersuchung der Kategorien von Lagerung und Anordnung, um Homologie-Bestimmungen vorzunehmen: wo sie vergleichend embryologisch verfuhr, nahm sie auch noch die Identität der Ursprungs-Beziehungen mit in die Rechnung auf. Das Resultat dieser Untersuchungen war dann eben die Feststellung von Homologien, und damit begnügte sich die vergleichende Anatomie. Das Problem der Phylogenie setzt aber damit erst ein: gerade eine festgestellte Homologie wird ihr der Gegenstand einer Untersuchung, welche erst dann erledigt ist, wenn sie im Stande gewesen aus der Berechnung der jeweiligen Structur und Function des behandelten Organes die Art und den Weg der Umwandlungen wahrscheinlich zu machen, welcher zwischen dieser Structur und Function und der Structur und Function desselben Organs auf einer früheren genealogischen Stufe seines Trägers angenommen werden muss. Zur Anstellung solcher Untersuchungen reicht die bisherige Methodik der Morphologie keineswegs hin: auch die sorgfältigsten mikroskopischen Untersuchungen helfen uns nichts, wenn wir nicht in umfassendster Weise die Lebensweise und Existenzbedingungen der Thiere vom Augenblick ihres Gezeugtwerdens bis zum Moment ihres Todes kennen zu lernen suchen.

Die Überzeugung von der Nothwendigkeit, die morphologischen Studien wieder in engsten Zusammenhang mit physiologischen und biologischen Untersuchungen zu bringen, ward in mir sehr lebendig, als ich den Versuch machte, die Stammesgeschichte der Crustaceen zu bearbeiten, und von diesem Versuch unmittelbar zu der größeren Aufgabe überging, die Stammesgeschichte der Vertebraten zu behandeln. Diese Überzeugung ist das eigentliche Motiv gewesen zur Erbauung der Zoologischen Station mit ihrem Aquarium, in welchem ein erstes Organ zur

unmittelbaren Beobachtung des wirklichen Thierlebens im Meere geschaffen ward. Einen weiteren Schritt unternahm ich durch die Verwendung der modernen Taucherapparate zu Beobachtungszwecken im Meere selber, — ein dritter und hoffentlich entscheidender wird erstrebt durch die Erbauung und Einrichtung eines physiologischen Laboratoriums und eines größeren, als schwimmendes Laboratorium zu benutzenden Dampfschiffs.

Mit solchen Beobachtungs- und Forschungsmitteln ausgestattet, wird es möglich sein, die Morphologie aus ihrer vielleicht nothgedrungenen Einseitigkeit zu befreien und neue Bahnen zu öffnen, über die ich hoffentlich bald in der Lage sein werde, weitere Mittheilungen machen zu können.

Nachtrag.

Die VII. Studie ist, so wie sie oben abgedruckt worden, von mir schon im Juli 1883 niedergeschrieben und sollte gleichzeitig mit den Studien IV—VI veröffentlicht werden. Dass es nicht geschah, hat seinen Grund theils in dem Mangel an Zeit, die erforderlichen Abbildungen fertig zu stellen, theils in dem Wunsch, von einer Untersuchung der Ganoiden- und Teleostier-Entwicklung speciell noch die den Mund, die Kiefer, das Zungenbein und die Pseudobranchie betreffenden Abschnitte zu erledigen, um Definitives liefern zu können. Leider haben sich meine Hoffnungen, Stör-Embryonen und eine lückenlose Serie von Lachs-Embryonen zu erhalten, noch nicht ganz verwirklicht: ich gebe daher einstweilen nur die vorliegenden Resultate der Selachier-Entwicklung.

Inzwischen sind neue Arbeiten erschienen, welche sich z. Th. mit den in dieser Studie behandelten Problemen oder mit dem allgemeineren Problem der Wirbelthier-Morphologie und Phylogenie befassen, und darum von mir noch an dieser Stelle eine nachträgliche Berücksichtigung verlangen.

Diese zwei Arbeiten sind:

Albrecht, Sur la valeur de la Trompe d'Eustache et les dérivés de l'arc palatin, de l'arc mandibulaire et de l'arc hyoidien des Vertébrés, suivi de la preuve que le »symplectico-hyomandibulaire« est morphologiquement indépendant de l'arc hyoidien. Communication faite à la Société d'Anatomie Pathologique de Bruxelles. 1884.

Ahlborn, Über die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschr. f. w. Zoologie XL. p. 309—330.

Prof. ALBRECHT hat sich die Ermittelung der morphologischen Beziehungen der Tuba Eustachii zum Problem erwählt, und ist in Folge dessen natürlich auch auf die Verhältnisse des Spritzloches, seines Knorpels und der umliegenden Kiefer- und Zungenbein-Knorpel und Knochen eingegangen. Ich werde ihm nicht auf das ganze Gebiet folgen, sondern nur die auf p. 6—15 erörterten Bildungen der Selachier berücksichtigen.

ALBRECHT findet, wie ich, dass das Hyomandibulare mit Unrecht als ein Theilstück des Hyoid angesehen werde und kritisirt mit Recht auf p. 12 in einer Anmerkung die Art, in welcher GEGENBAUR sich einen Beweis für diese These zurecht gemacht hat. Leider aber verfällt ALBRECHT seinerseits in fast noch bedenklichere Fehler, wenn er die Behauptungen aufstellt:

1) dass das Hyomandibulare der dorsale Theil eines Visceralbogens sei, dessen ventraler durch die Mandibel dargestellt werde;
2) dass das dorsale Stück des Zungenbeinbogens der Haie nicht chondrificirt sei, vielmehr durch ein Ligament repräsentirt werde, durch welches das ventrale Stück des Zungenbeins, das sich am Hyomandibulare inserirt, am Schädel befestigt werde;
3) dass der Spritzlochknorpel das dorsale Stück eines Visceralbogens sei, dessen ventrales durch die Maxille repräsentirt werde.

Hätte Herr Prof. ALBRECHT die Embryologie der Selachier ausreichend consultirt, so würde er schwerlich so bestimmte Behauptungen aufgestellt haben, die man am besten mit seinen eigenen Worten charakterisirt (l. c. p. 12) »ce fait démontre encore et encore combien il est difficile de s'en tenir, en anatomie comparée aux faits et de ne pas être emporté dans le pays des réves par la trop séduisante tendance à spéculer[1]«. Von einer gemeinsamen Anlage des Hyomandibulare und Mandibulare ist in keinem der bisher zu meiner Kenntnis gekommenen Selachier-Embryonen das Geringste wahrzunehmen: und bis nicht zwingend nachgewiesen ist, dass ein knorpliger Kiemenbogen an verschiedenen Stellen seine Bildungscentra besitzen kann, muss angenommen werden, dass getrennt chondrificirende Theile auch Theile verschiedener Bogen

[1] Zum Beweise dieser Sentenz diene auch, dass Prof. ALBRECHT auf p. 30 derselben Schrift behauptet, er habe bei Teleostiern die äußere Öffnung des Spritzloches aufgefunden! Bekanntlich aber schließt sich das Spritzloch schon im Embryo der Teleostier — die Öffnung, welche ALBRECHT gefunden haben will, kann also nur der Austrittscanal des N. facialis oder eines Blutgefäßes sein.

Dass die Deutung des Symplecticum der Teleostier ebenfalls unrichtig ist, werde ich in einer späteren Studie erweisen.

sind. Wenn für das Hyomandibulare ein ventrales Stück fehlt, so kann ein solcher Mangel dadurch erklärt werden, dass eine Theilung des betreffenden Bogens unterblieben ist in Folge veränderter Function oder verminderten Volums.

Was dann die These anlangt, das Hyoid der Selachier werde in seinem dorsalen Theile durch ein Ligament repräsentirt, so habe ich oben nachgewiesen, dass bei den Rochen das Hyoid vollständig vorhanden ist in seinen vier typischen Gliedern, und seinen von den mittleren derselben ausgehenden Knorpelstrahlen, und bei den Haifischen eine Verschmelzung der dorsalen Stücke mit dem Hyomandibulare schon im Embryo geschieht. Die Anwesenheit der dorsalen Kiemenstrahlen des Hyoids bei Haifischen, eben so wie bei Rochen, ist der beste Beweis, dass der dorsale Theil des Hyoids nicht zu einem Ligament umgewandelt ist.

Wenn schließlich Prof. Albrecht die Visceralbogen als Kopfrippen zu betrachten fortfährt, so ist das eine Anschauung, die nach den in der VI. Studie zur Urgeschichte gegebenen Darlegungen nicht länger festgehalten werden kann, — eine Anschauung, in deren Bekämpfung Schreiber dieser Zeilen die Zustimmung des Autors des zweitgenannten der obigen Autoren gefunden hat, dessen Werk er jetzt zu besprechen unternimmt.

Wie schon der Titel der Schrift des Dr. Ahlborn andeutet, behandelt dieselbe eines der größten und ältesten Probleme der Wirbelthiermorphologie: die Frage nach der Segmentation des Wirbelthierkörpers. Dr. Ahlborn gedenkt in einer Anmerkung auf p. 324 auch meiner fast gleichzeitig verfassten Studien IV—VI und sagt: »Dohrn kommt unter viel weiteren Gesichtspunkten u. A. ebenfalls zu dem Schluss, dass die Bogen des Visceral-Apparates nichts mit den Rippen zu thun haben, und auch sonst besitzen seine Resultate viel Übereinstimmendes mit den meinigen.«

Ich bedaure, den letzten Theil dieser Äußerung nicht ohne Widerspruch lassen zu können. Ich glaube im Gegentheil, dass Dr. Ahlborn und ich mehrfach entgegengesetzte Anschauungen zu erweisen suchen. Schon der Satz, welchen Dr. Ahlborn gleich auf die Anmerkung folgen lässt, widerspricht meinen Überzeugungen. »Die Rippen sind segmental, die Kiemenbogen nicht,« sagt Dr. Ahlborn, und sucht zu erweisen, dass die ursprüngliche Segmentation des Wirbelthierkörpers nur auf die Urwirbel, nicht aber auf die Seitenplatten, die Darmdivertikel, ja nicht einmal auf das Nervensystem sich erstreckt habe.

Dass eine solche Ansicht hat ausgesprochen und in so anziehender

Weise plausibel gemacht werden können, deutet darauf hin, wie unter der Herrschaft der bisherigen Methoden und Anschauungen morphologisch-phylogenetischer Forschung die Kriterien fehlen, um zu einigermaßen sicheren oder gar zwingenden Resultaten zu gelangen. Obschon es schwer ist, irgend Jemand zu überführen, er wende n i c h t die richtige Methode an, — schon aus dem einfachen Grunde, weil der Überführende selbst kein sicheres objectives Kriterium besitzt, dass er eine bessere Methode beobachte, — so ist es, wenn nicht geboten, doch jedenfalls erlaubt, die Resultate der einen Auffassung mit den logischen Werkzeugen einer anderen zu prüfen und so allmählich, in einer Art von Kampf ums Dasein der Auffassungen, zu einer Gemeinsamkeit zu gelangen, der eine wenigstens relative Wahrscheinlichkeit und Dauer zukäme.

Der Verfasser nimmt seinen Ausgangspunkt von den bekannten Aufstellungen Gegenbaur's. Er sagt: »*Der große Vorzug der Segmenttheorie Gegenbaur's beruht offenbar darin, dass sie nicht ausschließlich auf die im Allgemeinen secundären osteologischen Verhältnisse des Schädels gestützt ist, wie die alte Wirbeltheorie, sondern dass sie die schon frühzeitig auftretende Metamerie der Nerven und der Respirationsorgane zur Grundlage hat. Aber in diesem Vorzuge liegt auch zugleich ihre schwache Seite, und diese besteht in der nicht bewiesenen Annahme, dass die Metamerie der Hirnnerven und die Metamerie des Visceralskelettes dieselbe Segmentirung des Körpers zum Ausdruck brächten, wie im Rumpfe die Spinalnerven und die Rippen.*«

Darauf bemüht sich Dr. Ahlborn im Anschluss an Götte's Arbeiten über die Unke, und mit Hilfe seiner eigenen anatomischen Untersuchungen an *Petromyzon Planeri* auf verlässliche Kriterien der Abgrenzung der Kopfsegmente zu gelangen. Ich kann auf diese Argumentation nicht eingehen, weil ich sonst wieder in die Lage käme, unveröffentlichte und keineswegs leicht darstellbare Facta als bewiesen anzunehmen, ohne sie den Lesern vorzulegen. Dass der Hypoglossus in der Ahlborn'schen Auseinandersetzung eine wichtige Rolle spielt, ist für Jeden, der die schwierigen Fragen dieser Grenzregion von Kopf und Rumpf durchdacht hat, eben so selbstverständlich, wie zugleich auch ein Warnungszeichen, vorsichtig zu sein.

Ahlborn bespricht dann die Entdeckung der Kopfhöhlen seitens Balfour's, die Weiterführung der daran sich schließenden Fragen nach der Vertheilung der Nerven durch Marshall und betont vor Allem die Bedeutung der Van Wijhe'schen Unterscheidung von dorsaler und ventraler Trennung dieser Mesoderm-Bildungen des Kopfes.

Mit Van Wijhe's Arbeit scheint dem Verfasser das letzte Wort über die Segmentation des Kopfes gesprochen zu sein. Er sieht in ihr: »*den positiven Nachweis, dass die von der Branchiomerie unabhängige Mesomerie, die Marshall bereits im vordersten Kopftheile beobachtet hatte, sich über den ganzen Kopf erstreckt und eine typische Segmentirung ist, welche entwicklungsgeschichtlich vollkommen mit der primüren Metamerie der Mesoblastsomiten des Rumpfes übereinstimmt*«.

Ich habe schon weiter oben, auf p. 8 betont, dass die Van Wijhe'schen Angaben und Auffassungen von beträchtlicher Bedeutung seien; ich kann aber keineswegs anerkennen, dass durch sie das Problem von der Segmentation des Kopfes als gelöst angesehen werden könnte. Ob eine Lösung dieses Problems überhaupt je mit Sicherheit gegeben werden könne. ist doch auch eine Frage, die es wohl der Mühe lohnt, einmal bestimmt zu stellen.

Dr. Ahlborn bezieht sich auf p. 311 auf Götte's vermeintlichen Nachweis, der Amphibienkopf ließe vier Segmente erkennen, denen der Werth von Urwirbeln zukäme. Nachher schließt er, da aus Van Wijhe's Arbeit hervorginge, dass neun Segmente bei den Selachiern vorhanden wären. und die drei Hypoglossus-Segmente bei Selachiern, *Petromyzon* und Amphibien als homolog anzusehen seien, dass das von Götte als vorderstes Segment des Amphibienkopfes betrachtete, vielmehr einem Segmentcomplex von sechs Segmenten gleichzusetzen sei. »*Dass es bei den Amphibien gelingen könnte, alle die neun Schädelsegmente (der Selachier) nachzuweisen, ist zwar nicht undenkbar, allein wir dürfen es bei der intensiven Untersuchungsart Götte's nicht erwarten; Götte würde die Segmente wahrscheinlich auch gesehen haben. Was nun so eben von den Amphibien gesagt ist, muss auch für alle übrigen Wirbelthiere gelten.*« Bei aller Hochachtung für die ausgezeichneten Arbeiten Götte's möchte ich meinerseits doch stärkere Reserven machen: ihre Berechtigung werde ich später erweisen. Aber hat Dr. Ahlborn nicht daran gedacht, dass, wenn es schwierig ist, bei den Amphibien Segmentgrenzen nachzuweisen, ähnliche Schwierigkeiten auch bei den Selachiern bestehen könnten? Was verpflichtet die Selachier, die definitive Segmentzahl des Wirbelthierkopfes in aller Reinheit uns zu übermitteln? Wenn die Amphibien sechs Segmente zu einem haben reduciren gekonnt, oder wenigstens dies so scheinbar machen, dass ein Beobachter wie Götte sie positiv als nur ein Segment beschreibt, warum können nicht auch bei den neun Segmenten der Selachier solche Zusammenziehungen stattgefunden haben, welche unseren bisherigen Beobachtungen und Berechnungen entgangen sind? Ich meinerseits bin positiv davon über-

zeugt, dass solche Reductionen auch bei Selachiern sich zeigen, und nehme nicht den geringsten Anstand, bei meinen eigenen Versuchen der Lösung dieser Fundamentalfragen, die Selachier nur als den relativen Ausgangspunkt zu betrachten und in ihnen schon nach Anzeichen einer viel bedeutenderen Gliederung zu suchen, als sie uns in den Spaltungen des Kopfmesoderms gegeben sind. Ich bin weiterhin der Meinung — und habe die bezüglichen Erfahrungen reichlich gemacht — dass Eines die factischen Vorgänge dieser Gliederung des Mesoderms sind, ein Anderes aber unsere Möglichkeit, sie in ihrer objectiven Reinheit zu beobachten, und ein Drittes gar, sie richtig zu deuten. Dass Van Wijhe die Branchiomerie als ein wesentliches Kriterium für die Erkenntnis der Segmentbildung des Kopfes ansieht, glaubt Dr. Ahlborn auf seine noch nicht völlig gelungene Emancipation von den Gegenbaur'schen Anschauungen schieben zu dürfen: ich vermuthe, Van Wijhe wird einer solchen Interpretation nicht zustimmen. Und vom Schreiber dieser Zeilen wird Niemand den Verdacht haben, er mache sich einer allzu großen Deferenz für die Gegenbaur'sche Autorität schuldig, wenn er in dieser Frage sich rückhaltlos auf die Seite des berühmten Urhebers der bisher geltenden Segmenttheorie des Schädels stellt, so weit sie ihre Kriterien eben sowohl in den Kiemenbogen und den Kopfnerven, wie bei irgend welchen anderen Structuren des Kopfes sucht. Meiner Meinung nach darf gar keine Organsphäre bei diesen Ermittelungen unberücksichtigt bleiben, und die Bevorzugung der Nerven vor den Gefäßen, der Knochen oder Knorpel vor den Muskeln hat keinen gesunden Boden.

Dass die Kiemenbogen den Rippen nicht homodynam seien, behaupten Dr. Ahlborn und ich in gleicher Weise, dass aber »*die Metamerie der Kiemenbogen thatsächlich nichts Anderes sei, als eine durch die primäre Branchiomerie des Darmes bedingte Gliederung, welche von der Segmentirung des Mesoderms vollständig unabhängig ist*«, halte ich keineswegs für richtig, und für geradezu bedenklich die Art, wie Dr. Ahlborn seine These beweisen will. Er sagt:

»*Nach den Darstellungen Götte's entsteht der Zungenbein- oder Hyoidbogen der Anuren aus dem zweiten oder drittletzten Schädelsegment, welches, wie wir sahen, dem siebenten der Selachier complet homolog ist. Bei diesem letzteren dagegen entsteht der Hyoidbogen nach Balfour aus der dritten Kopfhöhle, und nach den genaueren Untersuchungen von Van Wijhe in der Verlängerung des dritten und vierten Myotomes, während die Verlängerung des siebenten Somiten erst die fünfte Visceralbogenhöhle (3. Kiemenbogen) umfasst. Hier*

zeigt sich also, dass homologe Branchiomeren in ganz verschiedenen Mesomeren liegen, und dass der Hyoidbogen der Anuren einem, und der der Selachier zwei Segmenten entspricht.«

Vorausgesetzt wird, dass all diese Beobachtungen richtig und die Deutungen übereinstimmend sind. Selbst dann aber müsste jeder Morpholog Bedenken tragen, ohne Weiteres zu folgern, der Hyoidbogen könne bei so nahe verwandten Thieren an zwei verschiedenen Localitäten entstehen. Denn was heißt »homologe Branchiomeren liegen in verschiedenen Mesomeren« anders, als dass sie in ihnen entstanden sind? Wären sie bloß durch nachträgliche Verschiebungen in andere Mesomeren gerathen, nun so könnte das ja nicht als beweisend für ihre ursprüngliche Zugehörigkeit betrachtet werden, und um die allein kann es sich hier handeln. Dr. Ahlborn scheint freilich eine solche Möglichkeit von vorn herein ausschließen zu wollen bei Erörterung der Beziehungen des Hyoidbogens der Petromyzonten, wo seiner Äußerung zufolge »*die Selbständigkeit der Branchiomerie sich noch viel auffallender zeigt*«. Unglücklicherweise stützt sich Ahlborn in seiner Argumentation auf die Arbeiten seiner Vorgänger, nicht auf eigene, umfassende Untersuchungen, und so verfällt er von vorn herein in Widersprüche und Irrthümer. In der That ist es ein eigenes Schicksal, welches das für morphologisch-phylogenetische Fragen so wichtige Wirbelthier, *Petromyzon*, seither in der allerungenügendsten Weise hat untersucht werden lassen. Wie schon aus der III. Studie zur Urgeschichte hervorging, war die Natur der Hypophysis Niemand bekannt; in der V. Studie ward das Knorpelskelett seiner wahren Bedeutung nach geschildert, in der folgenden VIII. Studie ist die Pseudobranchie kennen gelehrt worden — und ich habe schon früher angedeutet, dass ich auch die Rudimente der hinteren Extremität gefunden habe.

Mit einem so ungenügend bekannten Organismus so fundamentale Fragen entscheiden zu wollen, ist um so bedenklicher, als die absonderliche Lebensweise der Petromyzonten auf allerhand Anomalien der Structur vorbereiten muss, die eben eine Erklärung von Fall zu Fall verlangen, aber um so weniger Grund zu großen morphologischen Deductionen in der oben bezeichneten Richtung geben können. Wenn also Dr. Ahlborn (l. c. p. 323) sagt:

»*Führen wir nun den Vergleich durch, so liegt die Pseudobranchialspalte von Petromyzon ähnlich wie bei den Anuren im Bereich des siebenten Kopfsegments, während dasselbe Organ bei den Selachiern (Van Wijhe) unter dem hinteren Theile des vierten primitiven Urwirbels gelegen ist. Bei den Haifischen entstehen die ersten sechs Kiemenspalten*

mit annähernd gleichen Abständen ungefähr ventral von den letzten acht Kopfsomiten; bei Petromyzon dagegen verbreiten sich die sieben Dauerkiemen eben so über den Abschnitt der drei letzten Myomeren des Kopfes und der neun ersten des Rumpfes, also annähernd über zwölf Körpersegmente. Dass man hier den primitiven Kiemenbogen keinen segmentalen Charakter zuschreiben kann, leuchtet ein, und wir müssen alle Versuche von vorn herein als gescheitert betrachten, welche dieses dennoch unter willkürlicher Annahme von entwicklungsgeschichtlich nicht nachgewiesenen Verschiebungen glaubhaft machen wollen.«

so ist darauf zu erwiedern, dass willkürliche Annahmen gewiss nicht gestattet sind. Aber wenn sich aus einer Reihe von thatsächlichen Verhältnissen der Schluss nicht umgehen lässt, dass in der That Verschiebungen stattgefunden haben, die bei *Myxine* sogar außerordentliche Proportionen angenommen haben, so wird umgekehrt die These, dass die Branchiomerie von der Mesomerie ursprünglich unabhängig vor sich gegangen sei, zurückgewiesen und neue, stärkere Argumente schaffen müssen, um sich behaupten zu können — ob mit Erfolg, möchte ich allerdings bezweifeln.

Wie bedenklich aber alle diese Erörterungen sind, ehe nicht einigermaßen die factischen Descendenzverhältnisse der Wirbelthiere nachgewiesen sind, das muss nachgerade Jedem einleuchten. In einem anderen Aufsatz macht Dr. Ahlborn den Versuch, die Epiphyse als »Rudiment einer unpaaren Augenanlage anzusehen« und stützt diese Vermuthung unter Anderem auch auf die Analogien der mit den Augenblasen übereinstimmenden Entstehung der Epiphyse durch eine hohle Ausstülpung der Hirnwand, und ihren Zusammenhang mit der sog. Nervenleiste. Auf welchem Boden diese Hypothese erwachsen ist, deutet die etwas schüchterne Vergleichung mit dem unpaaren Auge der Tunicaten und des vermeintlichen Augenfleckes des *Amphioxus* an. Da aber Dr. Ahlborn nicht ganz abgeneigt ist, den wirklichen Opticus der Vertebraten »noch etwas näher an die übrigen sensiblen Nerven (scil. Trigeminus, Acusticus, Vagus etc.) heranzubringen« (l. c. p. 328), diese selbst aber »nach ihrer morphologischen und physiologischen Bedeutung und mit Rücksicht auf den secundären Charakter der Neuromerie nicht mehr mit segmentalen Spinalnerven vergleichen will«, so lehnt Schreiber dieser Zeilen noch einmal die in der oben wiedergegebenen Anmerkung dargelegte Auffassung ab, als stünde er in diesen Fragen mit Dr. Ahlborn auf gleichem Anschauungs-Boden und könnten die von ihm erarbeiteten Resultate anders als gelegentlich in Übereinstimmung mit Dr. Ahlborn's Auffassungen stehen.

Erklärung der Abbildungen.

Die Tafeln für die »Studien« I—VI hatte ich selbst gezeichnet, allein der große Umfang der begonnenen Arbeit ließ bald in mir den Wunsch aufkommen, in der Herstellung der zahlreichen Abbildungen von fremder und zugleich geübterer Hand Unterstützung zu finden.

Dr. Eduard Meyer aus St. Petersburg, jetzt Assistent an der zoologischen Station, hat mir seine sehr geschickte Hand zur Verfügung gestellt, wofür nicht nur ich selber, sondern wahrscheinlich alle Leser der »Studien« ihm aufrichtigen Dank zollen werden.

Die Figg. auf Tafel 1—4, und Figg. 17 auf Taf. 7 sind aus Schnitten componirt worden.

Tafel 1.

Die Tafel enthält die untere und obere Hälfte eines Embryo von *Pristiurus*, und soll dazu dienen, die Dispositionen der Kiemengefäße, Arterien sowohl wie Venen, in demjenigen Stadium zu zeigen, in welchem die ursprünglichen Beziehungen der Kiemenarterie zu den Aortenbogen noch bestehen.

Fig. 1 *a*. Ventrale Hälfte.

Hz. Herz. *Con.art.* Conus arteriosus, von welchem die Kiemenarterien ausgehen. *Hyoid-Art.* ist die Hyoid-Arterie, vor der noch die kleinere *Art.thyr.mand.* Arteria thyreoidea mandibularis abgeht. *Spr.Art.* ist die Spritzloch-Arterie (Arteria spiracularis), welche aus dem Zusammenstrom der Venen-Commissur (*Comm.*) des Hyoidbogens und der Arteria thyreoidea ihr Blut empfängt, um es dann in ihrer Vene gegen Gehirn und Auge weiter zu schicken. Die vorderen und hinteren Venen jedes Visceralbogens zeigen dicht vor dem Schnitt die sie verbindende Quercommissur. *Thyr.* ist die noch ganz kleine Glandula thyreoidea; *Md.* der Mund, der noch weit offen steht; *Hypoph.* ist das vordere Stück der durchschnittenen Hypophyse; *Opt.* der noch sehr massive Opticus mit *Choroid.* Choroidea, *Ret.* Retina, *L.* Linse, *Corn.* Cornea.

Fig. 1 *b*. Dorsale Hälfte.

Ao. Aorta, in welche sich *Ao.B. 1—5* die fünf Aortenbogen ergießen. Die Vene des Hyoidbogens bildet *Ao.B. 1* den ersten Aortenbogen, zugleich aber die *Car.post.* Carotis posterior, welche unter der *Hyp.* Hypophyse mit der der anderen Seite verschmilzt, eine Strecke lang als unpaares Gefäß verläuft, um dann einen Verbindungsast der *Car.int.ant.* Carotis interna anterior, welche als Vene aus der Spritzlocharterie hervorgeht, in sich aufzunehmen.

NB. Auf den Zeichnungen sind die kleineren Kiemengefäße, besonders die aus den Arterien hervorgehenden Kiemenblattgefäße, durch deren Zusammenstrom die vorderen und hinteren Kiemenvenen gebildet werden. weggelassen, um nicht durch allzuviel Detail die Übersicht zu erschweren. Für das Verständnis des Ganzen wird es gut sein, nachzulesen, was in Studie IV unter 1. die Entstehung

und Differenzirung der Kiemenbogengefäße (Mitth. a. d. Zool. Station IV. p. 115 ff.) gesagt ist.

Fig. 2*a* u. 2*b*. Combinirte Sagittalschnitte durch einen *Torpedo*-Embryo, um die gegenseitigen Lagerungsbeziehungen der Blutgefäße und Knorpel des Hyoidbogens und der Kiefer zu zeigen.

Buchstabenbezeichnung wie oben. *Md.* Mandibel. *Mx.* Maxille. *Hyom.* Hyomandibulare. *Hy.d.* dorsales Stück, *Hy.v.* ventrales Stück des Hyoid. *Comm.* die beide scheidende Commissur der hinteren Hyoidvene, aus welcher durch Zusammenfluss mit der *Art.thyr.mand.* die Spritzlocharterie ihr Blut empfängt. *N.vag.* Vagus, *N.gl.ph.* Nerv. glossopharyngeus, *N.fac.* Nerv. facialis, *N.trig.* Nerv. trigeminus, *M.lev.* Hebemuskel, *M.add.* Adductores arcuum. *Na.* Nase.

Tafel 2.

Fig. 3. Seitenansicht des auf Taf. 1 in ventraler und dorsaler Hälfte dargestellten Stadium eines *Pristiurus*-Embryo.

Buchstabenbezeichnung wie auf Taf. 1. Hinzugekommen sind *Na.* Nase, *Ohrbl.* Ohrblase, *Epiph.* Epiphyse, *Oesoph.* Oesophagus, *Chorda* Chorda dorsalis.

Fig. 3*a*. Dieselbe Seitenansicht eines weiter entwickelten Embryo von *Scyllium canicula*.

Buchstabenbezeichnung wie oben. *Md.* Mund. Es ist zu bemerken, dass auf diesem Stadium die ursprüngliche Verbindung der Kiemenarterien mit den Aortenbogen bereits aufgehört hat zu bestehen, und dass letztere durch Zusammenfließen je einer hinteren und vorderen Kiemenvene auf einander folgender Bogen gebildet werden.

Fig. 4. Schnitt durch die Kieferknorpel und den Adductor mandibulae eines weiter entwickelten *Mustelus*-Embryo. *Md.* Mandibel. *Mx.* Maxille. *Add.* Musc. adductor mandibulae. *f.* Fascie.

Fig. 5. Vier combinirte Sagittalschnitte durch einen *Pristiurus*-Embryo vom Stadium wie Fig. 3, um die Anlage der Knorpel des Hyoidbogens und des Spritzlochknorpels zu zeigen.

Spr.Kn. Spritzlochknorpel, *Hyom.* + *Hy.* Hyomandibulare + dorsale Hyoidknorpel, *Hy* ventrales Stück des Hyoidknorpels.

Tafel 3.

Fig. 6*a—d*. Sagittalschnitte durch einen etwas älteren *Torpedo*-Embryo, welcher dieselben Bildungen darstellt, die auf Fig. 2 der obigen Tafeln gezeigt wurden. Die Schnitte sollen dazu dienen, die Selbständigkeit des Hyomandibulare zu veranschaulichen. Die Schnitte folgen nicht unmittelbar auf einander, es sind immer mehrere dazwischen liegende nicht abgebildet worden. Entscheidend als Beweis ist die *Comm.* auf Fig. 6*b*, welche den dorsalen und ventralen Theil des Hyoid trennt, *Hy.d.* und *Hy.v.* Auf Fig. 6*d* sieht man die von beiden Theilen des Hyoid abgehenden, durchschnittenen Kiemenstrahlen (*Dorsale u. ventrale Knorp.Strahl.*). Buchstabenbezeichnung wie oben.

Tafel 4.

Fig. 7*a—k*. Querschnitte durch ein frühes Stadium eines *Torpedo*-Embryo, um den Verlauf der Pseudobranchialrinne, d. h. des ventralen, entodermalen Theils

der Spritzlochspalte und ihre Lagerungsbeziehungen zur Thyreoidea zu zeigen. Die Schnitte beginnen auf der Höhe des Opticus und gehen bis hinter die Thyreoidea.

Buchstabenbezeichnung: *Mdl.* Medullarrohr. *Md.* Mundspalte. *K.H.* Kieferkopfhöhle. *Gl.fac.* Ganglion des N. facialis. *Spr.Art.* Spritzlocharterie. *Spr.* Spritzloch. *K.Sp. I u. II* erste und zweite Kiemenspalte. *Pseud.R.* Pseudobranchialrinne. *Ao.B.* Aortenbogen. *Ohrbl.* Ohrblase. *Gl.ac.* Ganglion des Acusticus. *Hy.H.* Hyoidkopfhöhle. *N.gl.ph.* Nerv. glosso-pharyngeus. *Thyreoid.* Glandula thyreoidea. *Con.art.* Conus arteriosus. *Pericard.* Pericardium, in welches die Kopfhöhlen ventral zusammenfließen.

Fig. 8. Conus arteriosus und Kiemenarterien eines *Torpedo*-Embryo. Bei diesem Embryo ist die Arteria thyreoidea-mandibularis deutlich ausgebildet, bei anderen derselben Art fehlt sie oder wird durch wandungslose Lacunen repräsentirt.

Tafel 5.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch einen eben ausgeschlüpften *Ammocoetes*.
Fig. 10. - - - etwas älteren -
Fig. 11. - - - noch älteren -

Buchstabenbezeichnung wie oben. *Stomod.* Stomodaeum. *Diaphr.* die Diaphragmen, welche sich zwischen Darm und Thyreoidea einschieben. *1—8.* Kiemenspalten, deren erste *Pseudobr.* der Pseudobranchie, d. h. dem Spritzloch entspricht.

Man erkennt auf Fig. 9, dass das vordere Diaphragma die ursprüngliche Übereinanderlagerung der Pseudobranchie zu stören beginnt, und durch das auf Fig. 10 dargestellte weitere Wachsthum die Verbindung der Thyreoidea mit dem Darm zwischen die 3. und 4. Kiemenspalte schiebt. Der ursprüngliche Zusammenhang der Pseudobranchie mit der Thyreoidea bleibt aber erhalten durch die Pseudobranchialrinne, welche auf den folgenden Querschnitten dargestellt ist.

Fig. 12*a*—*m*. Querschnitte durch die vorderen Partien einer *Ammocoetes*-Larve von 6 Tagen.

Buchstabenbezeichnung. *Urw.M.* Urwirbelmusculatur. *Ventr.M.* Ventrale Partie derselben. *Ps.br.* Pseudobranchialrinne. *Ao.* Aorta. *K.Unt.* Kiel der Unterlippe. *Vel.* Velum. *Spr.Art.* Spritzlocharterie (= Pseudobranchialarterie). *Ohrbl.* Ohrblase. *Thyreoid.* Glandula thyreoidea. *Ausfg.Thyr.* Durchschnitt durch den Ausführungsgang derselben. *Kie.Art.* In zwei seitliche Äste gespaltener Conus arteriosus.

Fig. 13*a*—*h*. Querschnitte durch dieselben Bezirke einer etwas älteren *Ammocoetes*-Larve.

Man erkennt daran die histologische Differenzirung der Thyreoidea mit ihrer Decklamelle, Drüsenlamelle, Flimmer- und Drüsenzellenabschnitten der letzteren. Vgl. Taf. 8.

Fig. 14. Ein Querschnitt durch *Amphioxus*, um die Lagerung der Thyreoidea (Hypobranchialrinne) zu zeigen. (Dieser Schnitt ist hier eingeschaltet worden, um eine besondere Tafel zu ersparen.)

Fig. 15*a* gehört zur folgenden Tafel.

Tafel 6.

Fig. 15*b*—*m*. Querschnitte durch eine noch ältere Larve des *Ammocoetes* (hierzu Fig. 15*a* auf Taf. 5).

Fig. 16 *a—k*. Querschnitte durch eine Larve von *Ammocoetes* von noch zwei weiteren Tagen.

Beide Schnittserien veranschaulichen die allmähliche Differenzirung der Thyreoidea. Eine besondere Erläuterung bedarf nur der letzte Schnitt 16 *k*. Derselbe ist so geführt, dass er das hintere, spiralförmig nach oben umgebogene Ende der Thyreoidea trifft, und daher zweimal durch die unteren Drüsen- und Flimmerzellabschnitte der Drüsenlamelle trifft.

Tafel 7.

Fig. 17. Medianer Sagittalschnitt durch den vorderen Theil eines 10 Tage alten *Ammocoetes*, um die gegenseitige Lagerung der Thyreoidea, der Pseudobranchialrinne und des gesammten Kiemenapparates zu zeigen.

Ob.L. Oberlippe. *Unt.L.* Unterlippe. *K.Unt.L.* Kiel der Unterlippe. *M.T.* Mundtentakel. *Vel.* Velum. *Spr.Art.* Spritzloch oder Pseudobranchialarterie. *Ps.br.R.* Pseudobranchialrinne. *Thyr.* Glandula thyreoidea. *K.B.* Kiemenbogenknorpel. *Vent.B.* Ventrale Verbindungsstücke dieser Bogen. *Äu.Sp.* Äußere Kiemenspaltenöffnungen. *Con.art.* Conus arteriosus. *Hz.* Herz. *Oeso.* Oesophagus. *Ni.* Nierencanäle. *Ch.* Chorda. *Urw.M.* Urwirbelmusculatur. *Sp.Gl.* Spinalganglien. *Ao.* Aorta. *Ohrbl.* Ohrblase. *Au.* Auge. *Epi.* Epiphyse. *Na.* Nasengrube. *Hyp.* Hypophyse = Nasengang.

Fig. 17 *a*. Halberwachsene *Ciona intestinalis*. Medianer Durchschnitt. Die Abbildung zeigt die gegenseitige Lagerung der Hypobranchialrinne (*Endost.*) und der Pseudobranchialrinne (*Ps.Br.R.*) an.

Fig. 17 *b*. Medianer Durchschnitt durch eine *Salpa maxima*, um daran gleichfalls die Lagerung der Hypobranchialrinne und Pseudobranchialrinne zu zeigen.

Tafel 8.

Fig. 18—22. Querschnitte durch die Thyreoidea verschieden alter Stadien von *Ammocoetes*.

Fig. 18. Schnitt durch ein frühestes Stadium = Taf. 5 Fig. 9. Die Zellen der Darmwand und der Thyreoidea-Ausstülpung sind noch völlig identisch und mit Dotterblättchen dicht erfüllt. (Zeiss Oc. II. D.)

Fig. 19 zeigt bei *Ps.br.* die Pseudobranchialrinne. Die Thyreoidea ist abgeschnürt vom Darm durch das horizontale Bindegewebsdiaphragma, über welchem die primären Äste der Kiemenarterie liegen. Auch ist sie vertical geschieden, und die Decklamelle (*D.L.*) umgiebt ein inneres Lumen, in welches die Drüsenlamelle (*Dr.L.*) durch eine secundäre Einstülpung hineingewölbt ist und in ihrer äußeren concaven Höhlung eine kleine Arterie führt, welche höchst wahrscheinlich der Arteria thyreoidea mandibularis homolog ist. (Oc. II. D.)

Fig. 20 zeigt einen Schnitt, der gerade durch die Mündung der Thyreoidea geführt ist. Die mediane verticale Scheidung ragt nur bis zur Hälfte der Gesammthöhe, die Drüsenlamelle beginnt sich in Drüsenzell- (*Dr.Z.*) und Flimmerzell- (*Fl.Z.*) Abschnitte zu differenziren. Die beginnenden Drüsenzellabschnitte sind mit *Dr.Z.* 2, die bereits ausgebildeten mit *Dr.Z.* 1 bezeichnet. (Oc. II. D.)

Fig. 21 zeigt einen Schnitt durch den vor der Mündung liegenden Theil der Thy-

reoidea. Die histologische Ausbildung der einzelnen Theile ist weiter fortgeschritten. (Oc. 2. D.)

Fig. 22. Schnitt durch den hinter der Mündung liegenden Theil der Thyreoidea eines 30 mm langen *Ammocoetes*. Die Drüsenzellabschnitte zeigen eine Cuticularleiste bei *M.*, wo sie zwischen Flimmerzellabschnitten münden. Die Leiste zeigt eine große Zahl feinster Öffnungen, durch welche wahrscheinlich das Secret der Drüsenzellen austritt. (Oc. 2. D.)

Fig. 23. Querschnitt durch die Thyreoidea (Hypobranchialrinne) des *Amphioxus*. *Dr.Z.* Drüsenzellen. *K.* Kiemenstück. *K.St.* Kiemenstab.

Fig. 24. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Salpa maxima africana (s. solitaria)*.

Fig. 25. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Salpa Tilesii (catena)*.

Fig. 26. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Salpa bicaudata (solitaria)*. (Noch unausgewachsen, daher auch die einzelnen Abschnitte nicht vollständig histologisch differenzirt.)

Fig. 27. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Ciona intestinalis*.

Fig. 28. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Salpa fusiformis (catena)*.

Fig. 29. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Salpa bicaudata (catena)*.

Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 18—22.

Bericht über die Zoologische Station während der Jahre 1882—1884.

Von

Anton Dohrn.

Es mag Manchen fremdartig berührt haben, dass seit dem Jahre 1881 kein neuer Bericht über die Thätigkeit der Zoolog. Station in den Spalten dieser Zeitschrift erschienen ist, und man wird erwarten, an dieser Stelle eine Aufklärung meiner Schweigsamkeit zu erhalten.

Ich will diese Erwartung, die ich für völlig berechtigt halte, nicht täuschen.

Während der nun abgelaufenen drei Jahre hat die Zoolog. Station nicht nur die Wege weiter verfolgt, von denen die früheren Berichte ein, wie ich hoffe, anschauliches Bild gewährten, sie hat auch begonnen, diese Wege zu erweitern. Es fiel mir nun schwer, von Dingen zu reden, die noch im »statu nascenti« sich befanden: es ist immer misslich, von Versuchen zu reden, über Anläufe zu berichten, deren Ziel nicht erreicht, ja vielleicht nicht einmal deutlich gemacht werden kann. Andererseits hätte es die Situation falsch darstellen geheißen, wenn ich über den weiteren Entwicklungsgang der Station berichtet hätte ohne zu erwähnen, dass Anstrengungen gemacht worden, diesen Gang über den bisherigen Umkreis hinaus in weitere Bahnen zu leiten. So beschloss ich, zu schweigen, bis ich in der Lage wäre, von einer Zukunft zu sprechen, welche nicht mehr ausschließlich im Bereich frommer Wünsche läge.

Als ich im Jahre 1872 in einem Aufsatz, betitelt »Der gegenwärtige Stand der Zoologie und die Gründung zoologischer Stationen« (Preußische Jahrbücher 1872) die Ziele entwickelte, welche mich bei dem damals begonnenen Unternehmen leiteten, betonte ich, die Zoolog. Station dürfe sich nicht darauf beschränken den morphologischen Disciplinen allein dienstbar zu werden, vielmehr würde sie auch für das

physiologische Experiment, die chemische Analyse und die Beobachtung der Lebensweise der Meeresgeschöpfe eine Arbeitsstätte zu schaffen haben.

Ein solches Ziel ins Auge fassen und es nachher auch verwirklichen, sind aber recht weit aus einander liegende Schritte, zu deren Durchführung Jahre erforderlich werden.

Es kann mir nicht in den Sinn kommen, hier in einer auch nur annähernd ausführlichen Weise zu begründen, warum ich mit allen mir zu Gebot stehenden Kräften danach strebe, ein physiologisches Laboratorium den schon so ausgedehnten Einrichtungen der Zoolog. Station hinzuzufügen. Wer indess die Physiologie für etwas mehr hält, als die Dienerin der Medicin, der wird mir bereitwillig zustimmen, dass ihr Forschungsgebiet nur zeitweilig auf Hund, Katze, Kaninchen und Frosch eingeschränkt bleiben darf. Gewiss können noch zahlreiche Probleme auch an diesen Thieren der Erledigung näher geführt werden, verspricht doch die fortschreitende Verfeinerung der Methodik über Schwierigkeiten Herr zu werden, welche einstweilen noch den Einblick in den Zusammenhang der Functionen vieler wichtiger Organe des Menschen und der höheren Thiere hemmt. Aber es wird der Physiologie wohl nicht anders gehen, als der Anatomie und Embryologie, die erst als sie »vergleichend« wurden, in den vollen Besitz ihrer gesammten Probleme und aller Möglichkeiten gelangten, dieselben zu lösen. Dem Morphologen ist es kein Geheimnis, dass nicht jede Frage an jedem Material gleich gut zur Lösung zu bringen ist, und wir brauchen nur daran zu erinnern, einen wie großen Fortschritt die Wirbelthier-Embryologie erfuhr, als statt des Hühner-Eies und der Entwicklung des Hühnchens das Haifisch-Ei und seine Entwicklung in den Vordergrund trat. Vielleicht übersehen wir noch gar nicht, wie weit der Umschwung unserer Anschauungen gehen wird, der mit dem Tage anbrach, als Balfour seine Untersuchungen über die Embryologie der Selachier in der Zoolog. Station begann. Vielleicht wird binnen eines oder zwei Decennien die Embryologie und Anatomie der Haifische die Grundlage unserer gesammten anatomischen Anschauungen über den Aufbau des Wirbelthierleibes bilden, und es ist keiner der geringsten Dienste, den die Zoolog. Station zu Neapel der Wissenschaft geleistet hat und zu leisten fortfährt, das embryologische Material für diese Untersuchungen fast ausschließlich geliefert zu haben.

Dieser Umstand hat mich aber auch zu der Erwägung veranlasst, wie wichtig es für die physiologische Forschung werden könnte, wenn sie auf denselben Wegen zu wandeln begönne, auf dem ihre

morphologische Schwester sich bewegt. Sind doch die Haifische, nach zahlreichen in der Zoolog. Station gemachten Erfahrungen, vortreffliche Versuchsthiere für die experimentirende Physiologie. Ihre bedeutende Größe, ihre Häufigkeit, ihr bequemer anatomischer Bau, vor Allem aber ihre Lebenszähigkeit bieten Vortheile, wie sie vielleicht kein anderes Wirbelthier gewährt. Operative Läsionen der fundamentalsten Art haben durchaus keine zerstörenden Folgen für die Lebensprocesse der Thiere, — ja, oft haben wir die entgegengesetzten Schwierigkeiten zu überwinden: ohne sehr energische Eingriffe lässt sich ein Haifisch gar nicht umbringen.

Künstliche Athmung, welche bei den höheren Wirbelthieren erfordert wird, ist überflüssig. Sobald nur frisches Meerwasser durch die Kiemen fließt, ist für ihre Function — bei ungehemmter Blutbewegung — gesorgt. Während die Kiemen einer Seite ungestört functioniren, lassen sich die der anderen zu experimentellen Eingriffen benutzen. Ja die einzelnen Kiemen jeder Seite lassen sich isolirt behandeln, während die 4, 5 oder 6 anderen fortfahren, zu athmen. Man kann die Kiemengefäße der einen Seite unterbinden, die Kiemenbogen wegschneiden, das Herz freilegen, die ganze Kiemen-Darmhöhle vor sich haben, ohne dass der Fisch in Gefahr kommt, sofort zu sterben.

Wie leicht also dabei z. B. auch Versuche über die Thymus und ihre Function werden, brauche ich nur anzudeuten und mich darauf zu berufen, was ich in einer meiner »Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers« über Ursprung und Bedeutung derselben gesagt habe. Ein Gleiches gilt von der Schilddrüse, — und beide sind uns einstweilen räthselhaft in ihrer functionellen Bedeutung.

Sehr bequem wäre ferner die experimentelle Untersuchung des centralen und peripherischen Nervensystems. Mit großer Leichtigkeit lässt sich der knorplige Schädel an irgend einer Stelle wegschneiden, ohne die Functionirung des Gehirns in Gefahr zu bringen, dessgleichen hat es keinerlei Schwierigkeiten den Rückenmarkscanal zu öffnen, um irgend eine umschriebene Stelle, die Wurzelgebiete der Spinalnerven, oder die den Centralcanal umgebenden Partien gesondert zu behandeln und zu reizen. Welche Fülle von Versuchen müssten nicht an den Hirnnerven durchzuführen sein, deren Größe und klarer Verlauf so sehr viel ungetrübtere Experimente zulassen, als dieselben Bildungen der höheren Thiere? Dass aber sogar Reize auf die einzelnen Spinal- und sympathischen Ganglien, ja auf vorbestimmte Bezirke dieser Ganglien, ferner auf die räthselhaften Nebennieren und andere mit dem Sympathicus in Beziehung stehende Gebilde ausführbar sind, ohne das Leben

des Haifisches ernstlich zu gefährden, ist doch gewiss eine Sache von hoher Bedeutung. Es liegt nahe hier von der Bedeutung der electrischen Rochen zu sprechen, die sehr häufig im Golfe von Neapel sind, und für die wichtigen Fragen der animalen Electricitäts-Erscheinungen die Grundlage bilden. Vielleicht aber ist es doch der Mühe werth, zu erinnern, dass es in der Zoolog. Station wohl gelingen könnte, die Erscheinungen auch an Embryonen zu prüfen, die dem Körper des mütterlichen Fisches entnommen werden.

Ich brauche nicht davon zu sprechen, dass Experimente, auf die specifischen Fischfunctionen, — Riechen, Sehen, Hören im Wasser, Schwimmbewegungen, Gleichgewichtslage etc. etc. — fast neu wären und um so vortheilhafter in der Zoolog. Station anzustellen wären, als ihre Ergebnisse mit Leichtigkeit durch Vergleichung an anderen Fischen und Seethieren eine Specificität auf der einen wie Allgemeingültiges auf der anderen Seite erlangen würden. Und gerade dies Element der Vergleichung mit sogenannten niederen Thieren — (ich betone, dass die Vergleichung mit höheren in Neapel eben so leicht, ja in vielen Beziehungen noch leichter durchzuführen ist, als wo anders, da neben Fröschen, Kaninchen, Meerschweinchen, Katzen und Hunden die ebenfalls zählebigen Reptilien, wie große Schlangen, Eidechsen und vor Allem Land- und Seeschildkröten einen großen Reichthum vergleichend-physiologischer Studien ermöglichen) — muss derlei Untersuchungen einen hohen Werth verleihen.

Die Physiologie wird sich hoffentlich bald auch ihrerseits den großen Problemgebieten zuwenden, welche durch die Descendenztheorie geschaffen sind. Je eher sie das thut, um so vortheilhafter für diese Probleme. Der Mangel solcher Theilnahme der Physiologie an der Bearbeitung der zahlreichen neuen Fragen, welche Darwin's Gedankenarbeit auf die Tagesordnung der Wissenschaft gesetzt hat, ist sehr fühlbar, und für Niemand fühlbarer als für die Morphologie.

Wenn es nicht unbescheiden ist, bei Erörterung so großer und umfassender Organisations- oder Reorganisationspläne von meiner eigenen kleinen Arbeitssphäre zu sprechen, so möchte ich sagen, dass ein gewisser Gegensatz, in den meine Forschungen über die Urgeschichte des Wirbelthierkörpers mich mit manchem meiner Fachgenossen versetzt haben, in dem Herbeiziehen physiologischer Gesichtspunkte besteht, die mir für die Bearbeitung im strengen Sinne phylogenetischer Probleme unerlässlich scheint. Ich begnüge mich nicht und darf mich nicht begnügen mit der Feststellung sog. Homologien, die aus vergl.-anatomischen und vergl.-embryologischen Forschungen resultiren: wenn

ich sie feststellen kann und festgestellt habe, so fängt nun erst das phylogenetische Problem an, mit der Frage: wie konnte aus diesem so beschaffenen Organ der Vorfahren dies so ganz anders beschaffene der Nachkommen hervorgehen? Die Kette der allmählichen Umwandlungen muss ich ersehließen an der Hand physiologischer Hypothesen — und wie sollen diese Hypothesen einigen Werth besitzen, so lange die wirklich vorhandenen Functionen all der verschiedenen Meeresthiere uns so unbekannt bleiben, wie sie jetzt sind?

Dass sie es sind, ist vielleicht Schuld der Verhältnisse, von denen bisher die Entwicklung der Wissenschaft, Morphologie wie Physiologie, abhing: dass sie es aber nicht bleiben dürfen, wird wohl Niemand bezweifeln, und so habe ich denn seit Jahren Schritte gethan, um in der Zoolog. Station ein großes physiologisches Laboratorium einzurichten und den Physiologen aller Nationen zur Benutzung frei zu stellen.

Die von mir nach dieser Richtung gethanen Schritte sind die folgenden gewesen:

Meine anfängliche Hoffnung, durch die Umgestaltung eines in nächster Nähe der Zoolog. Station gelegenen, der Stadtverwaltung Neapels gehörigen Gebäudes Räumlichkeiten gewinnen zu können, in denen ein physiologisches Laboratorium von mäßigem Umfange sich einrichten ließe, hat sich nicht erfüllt. Ich musste bald einsehen, dass dies Gebäude, — das bisher sog. Pompeiorama — feucht und dadurch gesundheits-schädlich war; es ließ sich darin keine dauernde Niederlassung bewerkstelligen. Gleichzeitig aber zeigte sich, dass die Zoolog. Station selbst nicht mehr ausreichte zur Aufnahme der von Jahr zu Jahr steigenden Zahl fremder Forscher und zur Unterbringung der stätig anwachsenden alten und der unvermeidlichen Aufnahme neuer Verwaltungszweige, — und so fasste ich den Plan einer Vergrößerung des bestehenden Gebäudes.

Dies konnte nur geschehen durch Bebauung eines dicht neben der Zoolog. Station gelegenen Areals, nicht durch Aufsetzen eines höheren Stockes auf das bestehende Gebäude. Zwar erschien es Vielen anfänglich sehr unwahrscheinlich, dass sich die Stadtbehörden herbeilassen würden, der Zoolog. Station noch weiteres Terrain des herrlichen Parkes zur Bebauung zu überlassen, und man weissagte fast allgemein eine abschlägliche Antwort, allein ich beurtheilte die Sachlage anders.

Die Zeit war vorbei, in der die Zoolog. Station wie ein fremder Pfahl im italienischen Fleisch betrachtet und ein Misstrauen in meine Aufrichtigkeit und persönliche Uninteressirtheit gesetzt ward. Im Gegentheil glaubte ich wahrnehmen zu können, dass die öffentliche Mei-

nung in der Zoolog. Station einen für Neapel materiell wie ideell werthvollen Besitz sah und einer activen Theilnahme an dem weiteren Ausbau derselben wohl zugänglich gemacht werden könnte. Der Erfolg bewies, dass ich Recht hatte, denn nach ausführlichen Verhandlungen mit dem Oberbürgermeister Graf Giusso und, nach dessen Rücktritt, mit dem jetzigen Oberbürgermeister, Amore, nach mehrfachen Besichtigungen der Station seitens technischer Commissionen und unter dem Beifall der gesammten Presse ward durch einstimmigen Beschluss des Municips ein Areal von 400 qm dicht neben der Zoolog. Station zur Bebauung abgetreten, unter denselben Bedingungen, wie das bereits occupirte Terrain gegeben ward. Der Plan zu einem Gebäude gleichen Stils, wie die alte Station, mit einem Erdgeschoss und drei oberen Stockwerken, ward genehmigt. (Siehe die am Schluss folgende Abbildung!)

Es trat nun die zweite Aufgabe an mich heran, die Mittel zur Herstellung des Gebäudes zu beschaffen.

Schon früher hatte ich mich dieserhalb an die italienische Regierung gewendet und nach Darlegung der gesammten Verhältnisse der Zoolog. Station die generelle Zusage erhalten, das Unterrichtsministerium werde einen beträchtlichen Zuschuss zu den auf 100 000 fr. veranschlagten Kosten des geplanten Neubaues leisten. In der That ist als erst Rate dieses Zuschusses im diesjährigen Budget die Summe von 30 000 fr. eingesetzt, welche noch das Votum des Parlaments zu erwarten hat, ehe sie als bewilligt anzusehen ist.

Während meiner Verhandlungen mit der Stadt Neapel behufs Überlassung des neuen Bauplatzes war aber eine andere Angelegenheit spruchreif geworden, von der ich hier zu berichten habe.

Wie in allen Culturländern hat sich auch in Italien eine Bewegung Bahn gebrochen, die Verhältnisse des Fischereigewerbes gesetzlich neu zu regeln. Es ward eine Commission berufen, aus Gelehrten und Männern der Praxis zusammengesetzt, und derselben die Prüfung bestehender und die Ausarbeitung neuer Gesetze übertragen. Bald stellte sich auch hier heraus, dass die Fischereifragen eine dornige Angelegenheit bilden und dass Praktiker wie Gelehrte bald am Ende ihrer Weisheit sind. Mir selbst ward auch die Ehre zu Theil in diese Commission berufen zu werden, — ich musste aber darauf verzichten, da meine Zeit völlig von meinen wissenschaftlichen und praktischen Aufgaben in Anspruch genommen, ich auch der Meinung war, dass eine förderliche Behandlung jener Fragen erst eintreten könne, wenn vieljährige Studien einen wirklichen wissenschaftlichen Grund zu praktischen Maßregeln

gelegt hätten. Einen darauf bezüglichen Vorschlag machte ich dem damaligen Herrn Ackerbauminister, freilich zunächst vergeblich.

Indess verlor ich diese Sache nicht aus den Augen. Ich hatte zwar mit rein wissenschaftlichen und praktisch organisatorischen Angelegenheiten der Zoolog. Station selbst alle Hände voll zu thun, — damaliger Zeit begannen, eine nach der anderen, die drei großen Zeitschriften der Station, — sobald aber diese dringlichere Aufgabe als gelöst angesehen werden durfte, nahm ich die Fragen der praktischen Fischerei wieder in das Programm der Zoolog. Station auf und erneuerte meine Anträge bei dem italienischen Ackerbauministerium, mich darauf stützend, dass in Deutschland, England und Amerika genau umschriebene wissenschaftliche Aufgaben theils einzelnen Gelehrten theils Instituten vorgelegt wären oder vorgelegt werden sollten, die nach dem Vorbilde der Zoolog. Station erst ins Leben zu rufen seien[1]. Schließlich überzeugte ich auch den gegenwärtigen Herrn Ackerbauminister von der Richtigkeit meiner Argumentation und konnte ihn bestimmen, an der Herrichtung des neuen Laboratoriums das Ackerbauministerium mit 20 000 fr. zu betheiligen, wofür denn die Zoolog. Station sich verpflichtet, energisch an der Bearbeitung derjenigen Fragen mitzuwirken, welche als grundlegend für all und jede praktische Maßnahmen anzusehen sind, die auf diesem Gebiete getroffen werden können. Eine entsprechende Vorlage ward dem italienischen Parlament gemacht.

Dass die Zoolog. Station in hervorragender Weise für diese Arbeit sich eigne, ist schließlich auch von der italien. Fischerei-Commission in besonderer Weise anerkannt, durch den Antrag, noch außer jener Subvention drei Arbeitstische seitens des Ackerbauministeriums zu miethen, welche zu Studien über Fischereifragen italienischen Forschern zur Verfügung stehen sollten. So ist denn zu hoffen, dass diese Maßregeln eine rege Thätigkeit auf einem Gebiet nach sich ziehen werden, welches eine Fülle von interessantesten Problemen umschließt und eben so sehr theoretische Einsichten wie praktische Maßregeln zu Tage fördern dürfte.

Da sich nun auf diese Weise eine lebhafte Theilnahme Italiens an dem weiteren Ausbau der Zoolog. Station bekundete, die Municipalität Neapels, die Ministerien des Unterrichts, des Ackerbaus, und, — wie ich weiter unten aus einander setzen werde — der Marine, die Interessen des Institutes thätig vertraten, so blieb auch die Provinzverwaltung

[1] Die Commission zur Bearbeitung der Deutschen Meere in Kiel und die Zoolog. Stationen von Edinburg, Plymouth und Woodsholl in Massachusetts.

nicht zurück. Ein Consortium der maritimen Provinzen Süd-Italiens ist in der Bildung begriffen, um gleichfalls einen Zuschuss zu den Kosten des neuen Laboratoriums und zwei Arbeitstischen zu stiften, welche an Forscher vergeben werden sollen, welche diesen Provinzen landesangehörig sind.

Durch all diese Schritte hat Italien den Werth und den Charakter der Internationalität der Zoolog. Station anerkannt und dem ganzen Institut im eigentlichen Sinne das Bürgerrecht ertheilt, nachdem es zehn Jahre hindurch eher als ein fremdes betrachtet und wohl hier und da missverständlicher Weise als italienischen Interessen entgegengesetzt erachtet wurde. Das zukünftige physiologische Laboratorium wird eben so ausschließlich aus italienischen Mitteln erbaut und, — wenigstens zum großen Theile unterhalten werden, wie das Gebäude der alten Station fast ausschließlich aus Fonds errichtet ward, deren Provenienz (mit Ausnahme von tausend Pfund Sterling, einem Geschenk englischer Naturforscher) rein deutsch war.

So wäre denn die Aussicht wirklich da, in wenig Jahren die experimentirende Physiologie und physiologische Chemie festen Fuß am Meere fassen zu sehen, wo sie Hand in Hand mit der Morphologie ihre Aufgaben in Angriff nehmen könnte.

Aber damit ist das Programm der Zoolog. Station noch nicht erfüllt. In demselben Aufsatz der Preußischen Jahrbücher, den ich auf p. 93 citirte, habe ich auch hervorgehoben, dass nicht nur die Kenntnis der Structur und Entwicklung der Seethiere, nicht nur das Verständnis der Functionirung ihrer Organe, sondern auch die Erforschung ihrer Lebensweise in das Problemgebiet eingeschlossen werden müsste, dessen Bearbeitung die Station zu unternehmen bestimmt sei. So war denn auch von Anfang an die Errichtung des großen Aquariums in dem doppelten Sinne geplant, dass es eine wissenschaftliche Function neben seiner finanziellen zu erfüllen habe. War das bisher nur sehr spärlich der Fall, so liegt es zum Theil an dem Entwicklungsgange der Wissenschaft selber, die noch zu ausschließlich mit den Fragen der histologischen und organologischen Structur der Organismen beschäftigt, trotz Darwin's und einiger Anderer Vorgang nur selten daran denkt, die großen Capitalien zu bewirthschaften, welche gerade auf diesem Gebiet unbenutzt da liegen. Dieser Entwicklungsgang muss zum großen Theile von den Erfordernissen der akademischen Carrière bedingt sein, die nur derjenige außer Acht lassen kann, der eine äußerlich unabhängige Stellung besitzt oder über so viel Kraft verfügt, dass er nach Erfüllung aller von der amtlichen Stellung ihm abverlangten Leistungen

sich mit doppelter Freude daran macht, seinen eigenen Weg neben den herkömmlichen Geleisen zu gehen, gleichgültig, ob er ihm früh oder spät münzbare Resultate liefert. Dazu ist immer nur eine Minderzahl im Stande, — trifft es sich nun noch, dass besondere technische Schwierigkeiten zu überwinden sind, so ist wenig zu hoffen.

Um Wandel zu schaffen, muss vor allen Dingen danach getrachtet werden, diese technischen Schwierigkeiten zu erkennen und nach Möglichkeit aus dem Wege zu räumen. Die Schwierigkeiten bestehen zum größten Theile in der Unzugänglichkeit des Meeres, in der Verborgenheit, in welcher alle Organismen in demselben leben, und der Kürze der Zeit, die die meisten Forscher im Stande sind, an Beobachtungen und Untersuchungen in oder auf dem Meere zu wenden.

Einen Theil dieser Schwierigkeiten hat die Zoolog. Station durch ihre Existenz bereits bewältigt: in ihrem Aquarium sind wenigstens einige der Bedingungen gegeben, welche verlangt werden mussten. Durch die Verwendung der modernen Taucherapparate zu wissenschaftlichen Beobachtungszwecken ist ein zweiter Weg eröffnet, — ein dritter, noch umfassenderer würde darin bestehen, die zoologischen Studien unmittelbar auf das Meer zu versetzen, ein schwimmendes Laboratorium einzurichten und von ihm aus eine Reihe von Problemen zu verfolgen, die auch in dem selbst eingerichteten Laboratorium an der Küste nicht in Bearbeitung genommen werden könnten.

Zunächst freilich handelt es sich um die Herbeischaffung der materiellen Mittel, die zur Herstellung eines schwimmenden Laboratoriums, also eines größeren Dampfschiffes genügen könnten. Ich verwarf von vorn herein den Gedanken, die mir vorschwebenden Ziele mittels gelegentlicher Expeditionen von Kriegsschiffen zu erreichen, wie sie wohl hier und da auf einige Wochen oder Monate, ja selbst Jahre, einem oder mehreren Naturforschern zur Verfügung gestellt worden sind. Es mag sonderbar klingen — aber ich halte diese Expeditionen für eine Verschwendung von Mitteln. Sind sie bestimmt, noch andere als rein wissenschaftliche Aufgaben zu behandeln, also etwa politische, nautische oder selbst hydrographische, so treten diese verschiedenen Zwecke in einen oft unlösbaren Widerstreit, in dem der wissenschaftliche Gesichtspunkt begreiflicherweise nur zu oft zurückstehen muss, — sollen sie nur für specifisch wissenschaftliche Ziele eingerichtet werden, so giebt es kaum eine unzweckmäßigere Maschinerie dafür, als ein Kriegsschiff. Dies zu verstehen, muss man freilich Kriegsschiffe kennen und einige Erfahrung vom Seewesen und Leben an Bord eines Schiffes haben, und da diese Erfahrung der weitaus größten Mehrzahl

der Naturforscher mangelt, so giebt man sich Illusionen hin über das, was solche Expedition leisten kann. Wird eine Corvette oder ein größerer Avisodampfer auf etliche Monate dafür zu Gebot gestellt, so ist der Aufwand an Menschen- und Maschinenkräften viel zu groß für die selbst im besten Fall zu gewärtigenden Resultate. Wird aber ein kleiner Aviso oder ein Kanonenboot gewählt, so ist die Einrichtung an Bord durchaus ungenügend für eine irgend erhebliche Arbeit. Wissenschaftliche Zwecke werden bei der Construction solcher Schiffe begreiflicherweise nicht berücksichtigt, und da beim bloßen Spazierenfahren eines Kanonenbootes kein wissenschaftliches Resultat herauskommt, so ist es eben nutzlos, für derlei auch nur 100 Mark auszugeben. Da aber Tausende von Mark draufgehen, wenn ein Kanonenboot in Dienst gestellt und zu Fahrten ausgerüstet wird, so ergiebt sich leicht, dass die gleiche Summe unverhältnismäßig nutzbringender auf andere Weise zum Besten der Wissenschaft verausgabt werden könnte.

Man thäte schon besser, irgend einen Handelsdampfer zu miethen, einigermaßen dem Zweck entsprechend auszurüsten und zu bemannen und damit wissenschaftliche Expeditionen zu unternehmen. Aber auch daran würde man bald die Erfahrungen machen, wie unbequem, wie mangelhaft auf der einen und überflüssig auf der anderen Seite Vieles in der Einrichtung solchen Schiffes ist.

»Was man nicht hat, das eben brauchte man,
Und was man hat, kann man nicht brauchen.«

Die Cajüten mögen vielleicht geräumig genug sein, aber ihre Beleuchtung erlaubt keinerlei mikroskopische Arbeit. Ein Pavillon lässt sich zur Noth vielleicht auf Deck anbringen, aber die Maschine liegt so, dass jede Arbeit in ihr mit der Arbeit im Pavillon collidirt. Ein radicaler Umbau für wenige Monate, selbst ein Jahr lohnt nicht die Kosten, vielleicht auch wird das nicht einmal gestattet. Und was wären denn selbst 1—2 Jahre für diejenigen Probleme, von denen ich hier rede?? Die Zeit ist längst vorbei, in der werthvolle Resultate in einigen Monaten geliefert werden können. Wenn es sich um statistische Ermittlungen über die Lebenserscheinungen der Seethiere handelt, die ihrer Natur nach oft zu wiederholen sind, ehe auch nur einiger Verlass darauf sein kann. — wenn umfangreiche Vergleiche einzelner Faunengebiete angestellt, jahrelang fortgesetzte Durchforschung der Oberflächen-Fauna unternommen, ihre je nach den Jahreszeiten, Windrichtungen, Wellenbewegungen verschiedenen Phänomene beobachtet werden sollen — so handelt es sich um Studien von Jahrzehnten. Ist nicht die bathyme-

trische Vertheilung des Thierlebens uns noch völlig unbekannt, und giebt es ein anderes Mittel, hier forschend aufzuklären, als vom Bord eines schwimmenden, mit allem Zubehör ausgerüsteten Laboratoriums, das viele Jahre lang bei der Arbeit bleibt? Mag sich der Einzelne auch was darauf zu gute thun, dass er auf Ferien- oder Urlaubsreisen ein paar Dutzend neue Arten aufgefunden, das bisher unbekannte Nervensystem eines Thieres entdeckt, die Entwicklungsgeschichte einer Schnecke oder eines Seeigels an fernen Küsten bearbeitet hat, die eventuell auch an näher liegenden Orten mit demselben oder besserem Erfolge und geringeren Mitteln hätte erarbeitet werden können, — das kann schwerlich als Grund betrachtet werden, einer technischen Entwicklung der Wissenschaft von dem hier angedeuteten Umfange gleichgültig zuzusehen oder gar ihr hindernd in den Weg zu treten. Da ich aber weiß, wie schwer es hält, neue Pläne selbst denjenigen plausibel zu machen, welche den allergrößten Vortheil davon zu erwarten haben, und nur zu viel Gelegenheit fand, die Unbekanntschaft gelehrter Kreise mit praktischen Schwierigkeiten und den Mitteln zu ihrer Lösung wahrzunehmen, so will ich schon an dieser Stelle etwas eingehender von dem Plane einer schwimmenden Zoologischen Station sprechen, obschon ich mir keinen Augenblick verhehle, dass auch im besten Falle noch einige Jahre zu ihrer vollen Durchführung verstreichen werden.

Dieser Plan aber besteht in Folgendem.

Es soll ein Dampfschiff von 3—400 Tonnen mit einer Maschine von 150—200 Pferdekraft gebaut werden. Es sind Einleitungen mit der Stettiner Schiffsbauwerft »Vulcan« getroffen, welche eventuell den Bau des Schiffes übernimmt, nachdem bereits seit längerer Zeit betreffs der Pläne zu demselben mündliche und schriftliche Erörterungen zwischen dem ersten Director des »Vulcan« und dem Schreiber dieser Zeilen stattgefunden haben. Der Bau soll in Angriff genommen werden, sobald die Geldzeichnungen die erforderliche Höhe erreicht haben, — ein Zeitpunkt, der natürlich von Umständen bedingt ist, die zu beherrschen in Niemandes Macht steht. Genüge es hier zu sagen, dass die Förderung dieses Unternehmens von einem in Berlin bestehenden Centralcomité in die Hand genommen ist, das sich unter dem Vorsitz Sr. Excellenz des Staatsministers und Ministers der Geistlichen, Unterrichts- und Medicinal-Angelegenheiten Dr. von Gossler gebildet hat, mit Zweigcomités in allen größeren Städten des Deutschen Reiches in Zusammenhang getreten ist und zunächst mich selbst und einige wissenschaftliche Freunde der Zoologischen Station beauftragt und gebeten hat, in öffentlichen Vorträgen und in der Presse Zweck und Ziel der Zoologischen

Station, so wie des zu erbauenden Schiffes dem größeren Publicum aus einander zu setzen.

Wenn es, wie zu hoffen steht, gelingt, nach und nach die Geldmittel zu beschaffen, so sollen auf dem zu erbauenden Schiff Einrichtungen getroffen werden, die 6—10 Forscher auf demselben unterzubringen gestatten, ohne dem Einzelnen allzugroße Unbequemlichkeiten zuzumuthen. Zwei getrennte Laboratoriums-Räumlichkeiten, — eine auf Deck, die andere unter Deck, sollen so disponirt werden, dass je vier Forscher darin mit dem Mikroskop arbeiten können und alles dasjenige vorfinden, was die moderne Technik erfordert. Vorräthe aller Art, welche für die Ausrüstung einer etwa halbjährigen Campagne gehören, werden an Bord sein, auch ist schon seit Jahren Bedacht darauf genommen, aus den Doubletten, welche der Bibliothek der Zoologischen Station zugehen, den Grundstock zu einer Bibliothek der schwimmenden Station zu bilden, die natürlich durch spätere Anschaffungen zu ergänzen sind. Es ist selbstverständlich, dass alles für die eigentliche Fischerei Erforderliche, also Netze aller Art, Angeln, Taucherapparate etc., in einer der in den letzten Jahren allerseits gemachten Erfahrungen entsprechenden Weise hergestellt werden wird. Die Zoologische Station ist gewiss in der Lage, solche Ausrüstung in sachkundigster Weise herzustellen. Derlei Dinge schon jetzt und an dieser Stelle näher zu erörtern, erscheint überflüssig — ich erwähne das Alles überhaupt nur, um einige andere Betrachtungen daran zu knüpfen, welche meinen Wahrnehmungen zufolge nicht unausgesprochen bleiben dürfen.

Mir sind von verschiedenen Seiten Befürchtungen ausgesprochen worden, als könnte die Indienststellung eines solchen Schiffes der Zoologischen Station unverhältnismäßig große jährliche Lasten aufbürden, und sogar manche sonst wohlmeinende Personen geben sich der Besorgnis hin, als könnte die noch nicht völlig gesicherte Lage der Zoologischen Station durch die Einfügung dieses Schiffes in ihrem Betrieb neuer Gefahr ausgesetzt werden.

Mir sind derlei Warnungen nicht überraschend, ja es wundert mich auch nicht, dass zwischen die theilnehmenden Stimmen auch solche sich mischen, die aus weniger wohlwollenden Motiven die vermeintlichen Schwierigkeiten über Gebühr betonen und den ganzen Plan für unausführbar, für utopisch oder für überflüssig erklären. Ich habe ähnliche Stimmen vom Beginn meines Unternehmens im Jahre 1870 an fast ununterbrochen zu vernehmen gehabt. Bald war es das Aquarium, dem nachgesagt ward, es koste zu viel und verschlänge Summen, die rein wissenschaftliche Verwendung finden sollten; dann warnte man mich,

von der Beschaffung des ersten Dampfers, des jetzigen »Johannes Müller«, absehen zu wollen, dann hieß es, die »Fauna und Flora des Golfes von Neapel« werde in viel zu großen Dimensionen geplant, ein entsprechender Absatz sei nicht zu beschaffen, die Gründung des »Zoologischen Jahresberichts« zeige die bedenkliche Tendenz, all und jedes in der Zoologischen Station monopolisiren zu wollen, ja, — es hat sogar nicht an Solchen gefehlt, welche wohl gar die Existenz der Station selbst als »die Freiheit der Zoologie« benachtheiligend anklagten.

Dagegen ist ja nichts zu machen. Auf Gegenwirkung muss Der immer gefasst sein, welcher etwas Neues an die Stelle des Alten, oder überhaupt Etwas an die Stelle des Nichts setzen will. Und das war meine Aufgabe. Aber ich wusste auch, was zur Durchführung derselben gehörte. Viele werden meinen, dass ich, wenn ich dies schreibe, an Geld denke; in der That, Geld ist ja unumgänglich erforderlich, war es gleich vom Beginn des Unternehmens an und wird es auch fortgesetzt bleiben. Dass es indess beschafft worden, beweist die Existenz und außergewöhnlich rasche und umfangreiche Entwicklung der Zoologischen Station. Wie es beschafft wurde, darüber werde ich vielleicht später einmal ausführlicher berichten können. Aber neben dem Geld war noch etwas Anderes nöthig, etwas von Geld recht Verschiedenes: geistige Unabhängigkeit, die auf sich selbst beruht und kein entscheidendes Motiv aus den Äußerungen des Beifalls oder Missfallens, der Zuneigung oder Abneigung Anderer empfängt. Ohne ein gewisses Quantum dieser Unabhängigkeit wäre ich wahrscheinlich den nur allzu zahlreichen, offen oder versteckt einhergehenden Widersachern erlegen, hätte nicht den Muth gefunden, das ganze Unternehmen zu beginnen, noch weniger es durch die vielen und großen Schwierigkeiten hindurchzuführen, die sich besonders in den ersten Jahren geltend machten, und ich hätte vielleicht, statt das ganze Gebiet zu occupiren, das nach meiner von Anbeginn feststehenden Überzeugung der Zoologischen Station zukam, ihren Wirkungskreis ängstlich eingeschränkt und damit die großen Sympathien eingebüßt, welche das Unternehmen jetzt tragen und täglich an Macht und Ausdehnung gewinnen.

Das hier klar und bestimmt auszusprechen, bewegt mich die Stellung, welche der Zoologischen Station durch die Ereignisse des letzten Jahres bereitet worden ist. So anerkannt ihre Bedeutung auch bisher bei den entscheidenden staatlichen Behörden, ich darf wohl sagen, eines großen Theiles von Europa, gewesen, so viele Beweise des fördernden Wohlwollens sie auch aus allen Kreisen der gebildeten Gesellschaft empfangen, — zu einer prononcirten Stellung in der öffentlichen Meinung,

zunächst Deutschlands und Italiens, ist sie erst im verflossenen Jahre gelangt. Um so begreiflicher ist mein Wunsch, um so zwingender die Nothwendigkeit, dafür zu sorgen, dass keine Unklarheit über die Ziele meines Vorgehens bestehen bleiben, und dass der Grund und Boden, auf dem diese Ziele erwachsen sind, allen Blicken zugängig, die Wege, auf denen ich bisher gewandelt, dem öffentlichen Urtheil unterbreitet werden.

Es ist mir desshalb auch ein Bedürfnis, meinem Freunde Prof. Hans Gierke in Breslau meinen Dank dafür zu sagen, dass er es übernommen hat, zunächst im Auftrage des Berliner Centralcomités des »Vereins zur Förderung der Zoologischen Station in Neapel« in einer besonderen Broschüre [1] ein Bild von der Thätigkeit und Bedeutung derselben zu entwerfen und so die vielen Fragen zu beantworten, welche plötzlich aller Orten aufgeworfen wurden. Auch für die zahlreichen längeren und kürzeren Mittheilungen über die Zoologische Station, welche zumal in den letzten Jahren in der in- und ausländischen Tages- und periodischen Presse erschienen sind — und kein Land Europas ist dabei unberücksichtigt geblieben, — kann ich den wohlwollenden Verfassern und Redactionen nur meinen aufrichtigsten Dank abstatten. Viele Jahre hindurch ist mir der Vorwurf immer erneuert worden, dass die Zoologische Station sich viel zu exclusiv auf die Kreise einiger wenigen Eingeweihten gestützt und die Propaganda verschmäht habe, welche ihr in den weitesten Kreisen der Gebildeten sichere Freunde gewönne. Dennoch zog ich es vor, ruhig abzuwarten, dass diese Propaganda in spontaner Weise sich mache, und ich glaube, dass ich recht daran that. Als ich nun endlich im Sommer 1884 zuerst in Moskau, durch einen freien Vortrag in einer der Sitzungen der anthropologischen Gesellschaft, zufolge der Aufforderung meines verehrten Freundes Prof. Bogdanow, öffentlich von der Zoologischen Station sprach, gewann ich die Überzeugung, dass eine viel lebendigere Theilnahme an meinen Bestrebungen vorhanden sei, als ich geglaubt hatte, — und als ich kurz darauf in Berlin unter dem Vorsitz des damaligen Präsidenten des deutschen Reichstages, Herrn v. Levetzow, in einem Saale des Reichstags vor einem auserlesenen Publicum die Zielpunkte in großen Zügen darlegen durfte, welche ich der zukünftigen Entwicklung der Station gesteckt habe, und als diese Zielpunkte durch Männer wie Prof. Waldeyer, Du Bois-Reymond und durch Se. Exc. Unterrichtsminister v. Gossler offen anerkannt und lebhaft unterstützt wurden,

[1] Die Zoolog. Station in Neapel. Kassel 1884. Verlag von Theodor Fischer.

— da fühlte ich, dass die Zeit gekommen sei, wo ich nicht nur das Recht gewonnen hätte, sondern auch die Pflicht übernehmen müsste, in möglichst ausgebreiteter Weise durch Rede und Schrift von der Zoologischen Station, ihren Aufgaben und ihren Leistungen, ihrer Vergangenheit und ihrer Zukunft Mittheilung zu machen.

Ich habe dazu die Bewegung benutzt, welche seitens des genannten Berliner Centralcomités hervorgerufen worden, habe zunächst in Berlin, Hamburg, Cöln, Stuttgart, München und Frankfurt a. M. Vorträge gehalten und dabei die freudige Gewissheit davongetragen, dass die Zoologische Station viele Freunde besitzt und noch mehr dazu gewonnen hat. Leider erlaubten andere Pflichten mir nicht, den an mich ergangenen Aufforderungen zu Vorträgen seitens einer großen Zahl anderer Städte (Dresden, Leipzig, Darmstadt, Karlsruhe, Freiburg i. Br., Düsseldorf, Crefeld, Kiel, Stettin, Coburg u. a.) zu entsprechen, ich hoffe aber, dass die Verhältnisse mir erlauben werden, dies zu gelegenerer Zeit nachzuholen und so den Kreis derjenigen zu erweitern, welche meine Bestrebungen billigen und ihnen zur Erfüllung verhelfen wollen.

Dass aber die oben erwähnten Befürchtungen, der Betrieb des eventuell neu zu erbauenden größeren Schiffes könnte die Mittel der Zoologischen Station allzusehr belasten, nicht gegründet sind, wird sich aus den Mittheilungen ergeben, die ich jetzt zu machen autorisirt bin.

Es war mir natürlich so klar wie irgend einem Anderen, dass Eins die Beschaffung des Schiffes, ein Anderes aber die Gewinnung der Mittel zu seinem Betriebe sei. Das Erstere zu unternehmen, ohne des Zweiten versichert zu sein, wäre so verkehrt wie möglich gewesen, und konnte mir nicht einen Augenblick in den Sinn kommen. Ich fing darum auch bei dem Zweiten an, und zwar schon vor nunmehr sechs Jahren.

Ich ward damals von dem italienischen Marineminister, gelegentlich eines Gesprächs über andere Gegenstände, gebeten, einen jüngeren italienischen Zoologen namhaft zu machen, welcher eine Fregatte auf ihrer Erdumsegelung begleiten könnte. Ich bat, mich als Ausländer nicht befragen zu wollen, da ich nicht gern in den Verdacht käme, als mischte ich mich in derlei interne italienische Angelegenheiten. Der Minister drang in mich, ich wich aus und sagte schließlich, zu einer gutachtlichen Äußerung sei ich bereit und die sei: überhaupt Abstand von solcher Einschiffung eines Zoologen an Bord der Fregatte zu nehmen, da nach meiner festen Überzeugung dabei sehr wenig wissenschaftlicher Gewinn herauskäme, seitdem die Zielpunkte der Wissenschaft sich so sehr verändert und ganz andere Maßregeln erforderlich

seien, ihr zu dienen. Sehr viel nützlicher und bequemer schiene es mir, einen jungen Marineofficier oder Marinearzt in der Zoologischen Station so weit technisch auszubilden, dass er das Sammeln und Conserviren der Seethiere erlerne, um mit Hilfe eines kleinen Laboratoriums und der nöthigen Fangapparate an Bord überall da, wo das Schiff sich eine Zeit lang aufhielte, Sammlungen herzustellen. Solchen Sammlungen würde ein höherer Werth zukommen, als den gelegentlichen Beobachtungen, die irgend ein junger Gelehrter an Bord einer Fregatte anzustellen in der Lage wäre. Der Minister ging auf diesen Plan ein, und ich werde weiter unten berichten, was für Folgen er gehabt hat.

Bei Gelegenheit dieses Gespräches warf ich nun die Frage auf, ob es wohl möglich sei, dass, wenn einstmals die Zoologische Station in den Besitz eines größeren Dampfschiffes gelangte, die italienische Marine für dies Schiff Besatzung und Commando stellte? Der Minister bejahte die Frage und erklärte es vom administrativen Standpunkte für durchaus unbedenklich, eine solche Zusage zu geben.

Von dem Augenblicke an trat der Plan des schwimmenden Laboratoriums in Sehweite, und von dem Augenblicke an habe ich ununterbrochen darüber nachgedacht, auf welche Weise er sich verwirklichen ließe.

Damals ward noch nicht davon gesprochen, dass eventuell die italienische Marine auch die Kohlen oder andere Hilfen gewähren könnte, die mir neuerdings gleichfalls zugesagt worden sind: war doch der Werth, den die Zoolog. Station für die Entwicklung der italienischen Wissenschaft haben würde, damals noch nicht so klar hervorgetreten und so allgemein anerkannt, wie gegenwärtig.

Ich versuchte nun, mir ein Bild davon zu entwerfen, in welcher Weise ein solches schwimmendes Laboratorium zu behandeln sein würde.

Zunächst stellte ich es mir in unmittelbarer Zusammenwirkung mit der Zoolog. Station im Golf von Neapel und seiner nächsten Umgebung vor. Ich nahm an, es läge außerhalb Capri in See. Was würde seine Thätigkeit sein? Am Tage würden die größeren Tiefen, in welche unsere vorhandenen Fischerei-Betriebsmittel nicht hinabreichten, mit dem Grundnetz bearbeitet werden, während gleichzeitig die an Bord befindliche Dampfbarkasse damit beauftragt wäre, den Strömungen (Corrente) nachzugehen, um pelagische Fischerei zu treiben, und ein Ruderboot an den Felsen und in den Grotten der unter der Wasserlinie befindlichen Fauna von Schwämmen, Coelenteraten, Würmern, Echinodermen, Mollusken und Algen nachspürte. So würden gleichzeitig die drei ver-

schiedensten Fischerei- und Fangarten betrieben werden, zu denen wir sonst nur nach einander schreiten können. Ein Theil des Fanges würde sofort von den an Bord befindlichen Forschern examinirt, ein anderer aber in künstlich mit kühler Luft, resp. abgekühltem Seewasser versehenen Raume aufgehoben, damit er die Ankunft des Abends anlangenden »Johannes Müller« abwarten könnte, um am frühen Morgen nach Neapel in die Zoolog. Station übergeführt zu werden. Die pelagische Fischerei wird auch Nachts fortgesetzt, da bekanntlich die Mehrzahl der pelagischen Thiere am Tage verschwindet, um erst nach Sonnenuntergang an der Oberfläche zu erscheinen. Dann aber giebt es eine von den bisher erwähnten sehr verschiedene Fangmethode für die Erbeutung von Haifischen, Korallen, größeren Mollusken und Echinodermen. Eine lange Leine, an der sich in gleichmäßigen Abständen hundert oder mehr kürzere Schnüre befinden, deren jede in einen großen mit Köder versehenen Angelhaken ausläuft, wird Abends an passender Stelle versenkt, so dass die Haken nahe oder auf den Meeresboden hinabreichen. Am anderen Morgen zieht man sie in die Höhe und findet eine Anzahl größerer Fische, vor Allem auch Haifische an den Angelhaken. Dieselben werden sofort danach untersucht, ob sie Eier oder Embryonen in sich tragen, — und auf diese Weise wird die größte Zahl dieses kostbaren Untersuchungsmateriales gewonnen. Sehr häufig verwickeln sich aber beim Legen und Anziehen der Haken auch Korallen (*Dendrophyllium*, *Isis*, *Antipathes*), ferner Pennatuliden, Echinodermen etc. in dieselben und werden mit heraufgebracht.

Alles das kann geschafft werden, während die Naturforscher an Bord des Dampfers ruhig arbeiten. Der »Johannes Müller« fährt dann, beladen mit den Ergebnissen dieser Fischerei nach Neapel, und bringt den dortigen Forschern das frische Material zu einer so frühen Tagesstunde, dass es gelingt, die für wichtig erkannten Formen, Eier, Larven, Embryonen so zu isoliren, am Leben zu erhalten oder in intactem Zustande zu conserviren. Beides ist gleich wichtig, Beides aber mit unseren bisherigen Betriebsmitteln gleich schwer zu bewerkstelligen.

Diese Arbeitstheilung und Eintheilung kann nun so lange fortgesetzt werden, wie es das Interesse der jeweils Arbeitenden erheischt, und es ist klar, dass es sehr wenig Geldmittel fordert, um in dieser Weise den Betrieb des großen Schiffes zu führen. Es gehört eben nur so viel Kohlenconsum dazu, um die kleine Dampfbarkasse zu fahren, eventuell den großen Dampfer an die Stelle zu bringen, an der er eben sich aufhalten soll. So lange die Witterung und die Beschaffenheit des Meeres es erlaubt, wird er an Ort und Stelle verbleiben, — muss er

weichen, so kann das entweder langsam mit Segeln geschehen, oder aber die Maschine wird geheizt und je nach den Umständen an gesicherter Stelle vor Anker gegangen, — wo dann dasselbe Spiel sich mutatis mutandis erneuert.

Auf diese Weise kann der ganze Golf von Neapel und die Nachbargolfe von Salerno und Gaeta durchforscht werden, und es können neben der directen Arbeit an Bord die günstigsten Chancen für die Versorgung der Zoolog. Station mit dem reichsten und mannigfaltigsten lebenden Material geschafft werden. Es leuchtet ein, welcher Verkehr zwischen der Station in Neapel und der schwimmenden Station sich auch in so fern ausbilden lässt, als die Forscher der einen sehr leicht mittels des hin- und hergehenden »Johannes Müller« zu denen der anderen gelangen, sich gegenseitig unterstützen, auf wichtige Vorkommnisse und Fundorte aufmerksam machen können, eventuell einen Tag in Neapel oder eine Nacht an Bord zubringen können, wenn es das Interesse der Arbeit fordert.

Was ich eben aus einander gesetzt habe, lässt sich nun auch in derselben Weise ins Werk setzen, wenn die schwimmende Zoolog. Station statt im Golf von Neapel oder Salerno zu liegen, vielmehr an der Küste Sardiniens, oder in Tunis, Creta, Cypern oder sonst wo liegt. Wo gearbeitet werden soll, legt sie sich vor Anker und dient als Wohnhaus, als Laboratorium, — die Dampfbarkasse versieht den eigentlichen Fischereidienst, eben so die Ruder- und Segelböte, die noch außerdem an Bord sind. In solchem Falle werden allerdings Kohlen für die Fahrt von und nach Neapel gebraucht, — aber je weiter entfernt das Ziel der Fahrt ist, um so länger und eingehender werden die Studien an Ort und Stelle betrieben, so dass vielleicht während mehrerer Monate das Schiff seinen Ankerplatz nicht verlässt. Sind in nächster Nähe Häuser an der Küste, in denen man wohnen und arbeiten kann, so schifft sich ein Theil der Forscher aus; ankert das Schiff an unbewohnten Küsten oder Inseln, so wird ein an Bord befindliches transportables Holzhaus aufgerichtet nach Art der von den Holländern zuerst hergestellten sog. fliegenden Zoolog. Station, um Leben und Arbeit der Forscher bequemer zu machen, und dann etablirt sich zwischen ihm und dem Schiff vermittels der Böte ein regelmäßiger Dienst.

Auf diese hier nur kurz skizzirte Weise lässt sich mit den denkbar geringsten Unkosten ein sehr fruchtbares System wissenschaftlicher Forschung herrichten. Dies wird noch evidenter, wenn man erwägt, dass ein solches Schiff durchaus nicht auf die Förderung zoologischer Probleme allein berechnet zu werden braucht. Mit größter Bequem-

lichkeit kann es auch botanischen, geologischen ja sogar philologisch-archäologischen Zwecken dienen, in so fern alle diese Wissenschaften die reichste Nahrung an den Küsten des Mittelmeeres, besonders der am wenigsten bekannten des östlichen Theiles finden dürften. Wie schwer ist es dem einzelnen Geologen, Paläontologen, Botaniker und Philologen die Südküsten Kleinasiens zu durchforschen? Wird er nicht ganz anders dazu befähigt sein, wenn er an Bord eines solchen Wissenschaftsdampfers dorthin gelangt, dort monatelangen Aufenthalt nehmen und an den Reisegefährten, den Officieren eventuell einem Theil der Mannschaft Schutz und Bedeckung bei Excursionen finden kann? Und das Alles, während an Bord des Schiffes rüstig mit dem Mikroskop gearbeitet wird, die Küsten befischt und geologisch erforscht werden? Alle erbeuteten Pflanzen, Petrefacten, Steine, können auf dem Schiff in Sicherheit gebracht werden, bilden kein schließlich unerträgliches und unbewegliches Reisegepäck, das der fortdauernden Gefahr ausgesetzt bleibt, verloren zu gehen, oder den weiteren Reisen ein unübersteigliches Hindernis zu werden. Zahlreiche photographische Aufnahmen können sowohl für die Fixirung geologischer Beobachtungen, als auch für das Copiren von Inschriften oder archäologischen Resten dienen, und so können Resultate gesichert werden, deren Erreichung auf anderem Wege schwer, wenn überhaupt möglich erscheint.

Möge man nun aber folgendes Exempel machen. Angenommen, mittels des Zukunftsdampfers werde eine Gesellschaft von zehn Gelehrten an die Südküste von Kleinasien befördert, unter ihnen fünf Zoologen, zwei Geologen, zwei Botaniker, ein Philologe. Man berechne nun die Mittel, die es erfordern würde, wenn diese zehn Forscher, jeder für sich, eine solche Reise unternähmen, und vergleiche sie mit den Kosten, welche die Fahrt des Dampfers und sein viermonatlicher Aufenthalt daselbst mit sich bringt. Zugleich schätze man die Vortheile ab, welche die Anwesenheit des Schiffes bietet, seine Qualität als Transportmittel und Stapelplatz, seine Ausrüstung als Laboratorium, seine bequeme Beweglichkeit an sich selbst und mittels seiner Böte, die persönliche Sicherheit, das Zusammenarbeiten Gleichgesinnter, die Hilfe in Krankheitsfällen, kurz Alles das, was jeder mit einiger Phantasie Begabte sich noch weiter ausmalen kann. Wird es nicht um hundert Procent billiger und zugleich fruchtbarer sein? Ich sollte meinen, wer je als Forscher in unwirthlichen Gegenden gereist ist, muss dem Gedanken eines solchen Forschungsdampfers vollen Beifall schenken.

Ich will ein anderes Bild entwerfen. Ein Physiolog hat im zukünftigen physiologischen Laboratorium der Zoologischen Station die elek-

trischen Organe des *Torpedo* experimentell untersucht: es drängt ihn, eine äquivalente Untersuchungsreihe an dem elektrischen Welse im Nil vorzunehmen. Da liegt der Dampfer im Hafen von Neapel, eines der Laboratorien wird zu Zwecken solcher physiologischer Experimente eingerichte, Bussolen und was noch sonst erforderlich ist, aufgestellt oder eingepackt, er dampft davon und — nach einigen Tagen liegt das physiologische Laboratorium am Nildelta vor Anker. Gelingt es, lebende *Malapterurus* an Bord zu schaffen, so können die Experimente in größter Bequemlichkeit angestellt werden, während ein Zoolog die Entwicklungsgeschichte eines seltenen, im Nilschlamm lebenden Wurmes studirt, ein anderer dem *Polypterus bichir* nachstellt, ein Geolog die Meeresbodenformation am Delta beobachtet, alle Übrigen, Jeder nach seiner Art, sich bethätigt, wie es die Gelegenheit erlaubt. Die Experimente sind fertig, die Arbeit des Physiologen ist gethan, er packt seine Instrumente ein, kauft sich ein Billet zur Heimreise auf einem Dampfer in Alexandrien, — aber der Geolog ist wichtigen Problemen auf der Spur und wünscht der Sedimentbildung des Nilschlammes nachzugehen, die an der flusslosen Küste Afrikas nach Westen zu bis Tripoli sich zeigt. Die anderen Forscher sind es zufrieden, die Maschine wird geheizt, langsam fährt das Schiff nach Westen, alle Tage Anker werfend, um den Meeresboden zu untersuchen, Wasserproben zu chemischer Analyse aufnehmend, und dabei täglich mit dem Grundnetz und Oberflächennetz zoologisch fischend.

Ich könnte Bogen füllen, wollte ich das Kaleidoskop der wissenschaftlichen Probleme noch weiter schütteln, die sich vor meiner Phantasie gestalten.

Ich will mich aber darauf beschränken, noch eine andere Gruppe von Aufgaben zu berühren, die durch die Herstellung des schwimmenden Laboratoriums lösbar werden.

Ich sprach oben von der Pflicht der Zoologen, die Lebenserscheinungen der Thiere, speciell der Seethiere näher zu erforschen. Was wissen wir z. B. von der Wachsthumsgeschwindigkeit der meisten? Nichts. Wie viel Generationen folgen sich bei den einzelnen Seethieren in einem Jahre? Wir bleiben stumm. Sind die Thiere ausgewachsen, wenn sie anfangen sich fortzupflanzen? Verändern sie ihre Gestalt noch nach der ersten Fortpflanzung? Wer sagt es uns?

Es giebt nur ein Mittel: die Beobachtung, das Experiment am lebenden Thier in freier Existenz. Wie und wo können wir das aber anstellen in einiger Ungetrübtheit? Der Aufenthalt auch in den besteingerichteten Aquarien, — und das der Zoolog. Station in Neapel ist wohl bei Weitem

das beste, — ist immer künstlich und so werthvoll auch die darin anzustellenden Experimente sind, so bleiben ihnen doch Fehlerquellen anhaften, die wir nicht beseitigen können.

Ich habe einen Plan entworfen, der vielleicht für eine Reihe von Seethieren z. B. die Wachsthumsgeschwindigkeit ermitteln ließe. Werden künstliche Steinplatten gefertigt und an verschiedenen Stellen des Meeres so versenkt, dass sie nicht versanden oder von Schlamm bedeckt werden, so können sie in regelmäßigen Intervallen hervorgeholt, an Bord des schwimmenden Laboratoriums in passenden Bassins untersucht und Alles was sich von festsitzenden Thieren darauf angesiedelt hat, gemessen, beschrieben, abgebildet werden. Wird diese Untersuchung in Intervallen von je einem Monat erneuert, so gewinnt man doch endlich einen Begriff davon, wie viel Zeit eine Anzahl dieser Geschöpfe gebrauchen, um zu gewisser Größe zu gelangen, man kann auch durch Beobachtung immer derselben Individuen Gestaltveränderungen controlliren, die uns vielleicht bisher gänzlich entgangen sind; wir können vielleicht erweisen, dass jugendliche Formen desselben Thieres sich wesentlich unterscheiden von älteren derselben Art und schließlich Vergleiche anstellen zwischen der rascheren und leichteren Ausbreitung der einen und der langsamen und mühseligeren der anderen.

Und wenn das Jahr und Tag fortgesetzt wird, so ließe sich ein interessantes Experiment daran knüpfen. Wir können diese vollkommen bewachsenen Steinplatten in ihren Aufenthaltsorten vertauschen, diejenige, welche flach aufgehängt war, in tiefes Wasser bringen, die, welche im Schatten hing, der Sonne exponiren, die, welche horizontal auf einem Felsen am Grunde lag, vertical in eine untermeerische Grotte, dem Licht entzogen, versetzen. Was für Veränderungen werden sich einstellen? Welche von den darauf angesiedelten Thieren und Pflanzen werden den Wechsel des Aufenthaltsortes aushalten? Welche werden zu Grunde gehen? Wie werden sie zu Grunde gehen? Welche neuen Formen werden die alten verdrängen?

Das sind Fragen von großem Interesse, die heut zu Tage nur darum nicht gestellt werden, weil sie nicht Mode sind, und weil leider auch Niemand so leicht die Mittel besitzt, sie zu beantworten. Ohne das schwimmende Laboratorium können sie nicht beantwortet werden, denn das Versenken, Befestigen und Heben solcher Steinplatten ist eine keineswegs leichte Arbeit, dazu gehören umfangreiche Vorbereitungen, geschickt geleitete Operationen an Bord eines Schiffes. Und hat man sie versenkt und wieder gehoben, wie will man die entsprechenden Beobachtungen machen, es sei denn auf dem Meere selber in einem gut ein-

gerichteten Laboratorium? Einen Transport an Land halten die Platten nicht immer aus, das würden zu gewaltsame Eingriffe in die Lebensbedingungen der darauf angesiedelten Thiere sein, viele von ihnen würden dabei absterben. Gelänge es aber einige dieser Platten in die Zool. Station zu transportiren, ohne die aus ihnen angesiedelten Geschöpfe zu vernichten, so würde eine tägliche Beobachtung eintreten und vielleicht manche Fragen der Propagation zur Lösung bringen können, die wiederum unlösbar blieben bei dem eben erörterten Mechanismus der Untersuchung. Kurz — eine große Mannigfaltigkeit des Beobachtens, die hier nur angedeutet werden kann, wird möglich, sobald einmal das schwimmende Laboratorium in Thätigkeit treten und unser Arbeitsfeld wesentlich vergrößern wird.

Ich habe mich im Vorhergehenden mit einer vielleicht nahen, vielleicht ferneren Zukunft beschäftigt, die Richtschnur meines Strebens, das wissenschaftliche Programm der weiteren Entwicklung der Zoolog. Station andeutend. Ich will jetzt dazu übergehen von der Vergangenheit zu sprechen.

In den Jahren 1882—1884 haben mehr als hundert Forscher in der Zoolog. Station Aufnahme gefunden; achtunddreißig arbeiteten während des Jahres 1882, siebenundvierzig während des Jahres 1883, dreiundfünfzig während des Jahres 1884. In den 11 Jahren des Bestehens der Anstalt ist sie also von mehr als dreihundert Forschern in Anspruch genommen worden, was im Durchschnitt achtundzwanzig Forscher im Jahre ergiebt. Rechnet man dazu noch die Zahl der dauernd in der Station beschäftigten Gelehrten, die zwischen vier und acht geschwankt hat, so kommt pro Jahr eine Durchschnittssumme von vierunddreißig heraus, — ein Resultat, das wohl dem Blindesten die Augen über die Bedeutung der Anstalt öffnen muss.

Ich lasse die Liste der Namen dieser Forscher folgen.

Namensverzeichnis derjenigen Naturforscher, welche in den Jahren 1882—1884 in der Zoologischen Station gearbeitet haben.

	Namen der Naturforscher.	Wohnort.	Staat oder Universität, deren Tisch benutzt wurde.	Zeitdauer des Aufenthaltes in der Station. Anmeldung. Datum.	Abmeldung. Datum.
195	Dr. A. Andres	Tirano	Italien	1. Jan. 1882	1. Juni 1882
196	Mr. A. G. Bourne	London	British Assoc.	3. Jan. 1882	14. April 1882
197	Dr. B. Uljanin	Moskau	Russland	7. Jan. 1882	9. April 1882
198	Prof. G. Fritsch	Berlin	Berl. Akademie	13. Jan. 1882	17. Febr. 1882
199	Prof. Dr. Brauns	Halle a./S.	Berl. Akademie	4. Febr. 1882	18. März 1882
200	Dr. L. Örley	Budapest	Ungarn	8. Febr. 1882	10. Nov. 1882
201	Mr. W. F. R. Weldon	Cambridge	Cambridge	10. Febr. 1882	10. Aug. 1882
202	Dr. A. Fienga	Napoli	Italien	23. Febr. 1882	20. Juni 1882
203	Dr. Th. Weyl	Erlangen	Baiern	4. März 1882	5. April 1882
204	Dr. P. Fraisse	Leipzig	Sachsen	21. März 1882	2. Mai 1882
205	Dr. E. Imhof	Zürich	Schweiz	14. April 1882	31. Aug. 1882
206	Dr. v. Heydenreich	Petersburg	Russland	17. April 1882	25. Mai 1882
207	Dr. v. Mereschkowsky	Petersburg	Russland	18. April 1882	4. Aug. 1882
208	Mr. J. Beddard	London	British Assoc.	24. April 1882	9. Juni 1882
209	Dr. K. Brandt	Berlin	Berl. Akademie	25. April 1882	1. Juli 1882
210	Dr. M. P. A. Traustedt	Kopenhagen	—	13. Mai 1882	15. Juli 1882
211	Dr. Cesare Crety	Roma	Italien	10. Juli 1882	2. Oct. 1882
212	Prof. F. Gasco	Genova	Italien	12. Juli 1882	7. Nov. 1882
213	Prof. C. Emery	Bologna	Italien	24. Juli 1882	30. Oct. 1882
214	Dr. F. Blochmann	Heidelberg	Baden	14. Aug. 1882	20. Oct. 1882
215	Stud. L. Hiltner	Erlangen	Baiern	24. Aug. 1882	2. Oct. 1882
216	Prof. G. Colasanti	Roma	Italien	26. Aug. 1882	13. Oct. 1882
217	Dr. C. Chun	Leipzig	Sachsen	1. Sept. 1882	22. Oct. 1882
218	Dr. v. Lidth de Jeude	Utrecht	Holland	9. Sept. 1982	1. Dec. 1882
219	Cand. E. Meyer	Petersburg	Russland	23. Sept. 1882	1. Juni 1884
220	Dr. A. Korotneff	Moskau	Russland	6. Nov. 1882	8. April 1883
221	Mr. J. T. Cunningham	Oxford	British Assoc.	6. Nov. 1882	24. April 1883
222	Dr. G. Materazzo	Napoli	Italien	9. Nov. 1882	20. Juni 1883
223	Miss E. A. Nunn	Cambridge	Cambridge	22. Nov. 1882	1. Mai 1883
224	Dr. M. Sander	Kiel	Deutsch. Marin.	8. Dec. 1882	1. April 1883
225	Dr. Ch. Julin	Liège	Belgien	24. Dec. 1882	11. Febr. 1883
226	Sig. Enrico Stassano	Napoli	Italien	2. Jan. 1883	31. Dec. 1883
227	Dr. A. Garbini	Verona	Italien	7. Jan. 1883	9. Juni 1883
228	Mr. A. E. Shipley	Cambridge	Cambridge	14. Jan. 1883	27. Juli 1883
229	Mr. J. M. de Castellarnau	Madrid	—	15. Jan. 1883	8. März 1883
230	Prof. Géza Entz	Klausenburg	Ungarn	25. Jan. 1883	23. April 1883
231	Dr. A. Gravis	Bruxelles	Belgien	26. Jan. 1883	6. Febr. 1884
232	Cand. Th. Steck	Bern	Schweiz	30. Jan. 1883	1. April 1883
233	Dr. J. Frenzel	Berlin	Preußen	10. Febr. 1883	1. Oct. 1883
			Berl. Akademie	1. Oct. 1883	31. Juli 1884
234	Dr. H. Masquelin	Liège	Belgien	11. Febr. 1883	24. März 1883
235	Dr. C. Fickert	Tübingen	Württemberg	5. März 1883	16. April 1883
236	Prof. H. Grenacher	Halle a./S.	Preußen	10. März 1883	26. April 1883
237	Dr. Th. Weyl	Erlangen	Berl. Akademie	10. März 1883	12. April 1883
238	Prof. Graf Solms-Laubach	Göttingen	Preußen	16. März 1883	5. April 1883
239	Dr. B. Sharp	Würzburg	Baiern	19. März 1883	26. Mai 1883
240	Prof. H. Fol	Genf	Schweiz	23. März 1883	8. April 1883
241	Mr. E. B. Wilson	Baltimore	Will. College Mass. America	30. März 1883	2. Oct. 1883

	Namen der Naturforscher.	Wohnort.	Staat oder Universität, deren Tisch benutzt wurde.	Zeitdauer des Aufenthaltes in der Station. Anmeldung. Datum.	Abmeldung. Datum.
242	Dr. P. Schiemenz	Halle a./S.	Preußen	13. April 1883	31. Aug. 1884
243	Dr. J. Perényi	Budapest	Ungarn	23. April 1883	20. Juni 1883
244	Prof. C. Emery	Bologna	Italien	15. Juni 1883	15. Oct. 1883
245	Dr. J. van Wijhe	Leiden	Holland	26. Juni 1883	1. Sept. 1883
246	Prof. F. Gasco	Roma	Italien	20. Juli 1883	21. Oct. 1883
247	Prof. G. Parona	Cagliari	Italien	31. Juli 1883	28. Oct. 1883
248	Ufficiale Ettore Cercone	Napoli	Italien. Marine	19. Aug. 1883	9. Nov. 1883
249	Ufficiale Francesco Orsini	Napoli	Italien. Marine	20. Aug. 1883	18. Jan. 1884
250	Dr. Cesare Crety	Roma	Italien	20. Aug. 1883	1. Nov. 1883
251	Dr. C. Keller	Zürich	Schweiz	4. Sept. 1883	1. Oct. 1883
252	Dr. H. Schauinsland	Königsberg	Preußen	14. Sept. 1883	28. Oct. 1883
253	Frau Dr. Boll	Roma	Italien	15. Sept. 1883	17. Oct. 1883
254	Dr. D. v. Sehlen	Breslau	Preußen	23. Sept. 1883	4. Juli 1884
255	Prof. N. Wagner	Petersburg	Russland	1. Oct. 1883	16. April 1884
256	Dr. Joh. Walther	Jena	Sachsen	18. Oct. 1883	28. Febr. 1884
257	Dr. M. Büsgen	Straßburg	Straßburg	19. Oct. 1883	17. Febr. 1884
258	Mr. A. G. Bourne	London	British Assoc.	5. Nov. 1883	14. April 1884
259	Mr. John Beard	Würzburg	Baiern	5. Nov. 1883	17. April 1884
260	Mr. W. B. Ransom	Cambridge	Cambridge	5. Nov. 1883	8. April 1884
261	Prof. R. Kossmann	Heidelberg	Baden	5. Nov. 1883	18. Nov. 1883
262	Dr. G. Jatta	Napoli	Italien	26. Nov. 1883	31. Dec. 1883
263	Dr. L. Örley	Budapest	Ungarn	9. Dec. 1883	8. Sept. 1884
264	Prof. C. Vogt	Genf	Schweiz	12. Dec. 1883	23. Mai 1884
265	Mr. F. S. Harmer	Cambridge	Cambridge	22. Dec. 1883	10. Juli 1884
266	Prof. H. Gierke	Breslau	Preußen	28. Dec. 1883	8. April 1884
267	Ufficiale A. Colombo	Milano	Italien. Marine	1. Jan. 1884	12. April 1884
268	Dr. J. F. van Bemmelen	Utrecht	Holland	1. Jan. 1884	15. Juli 1884
269	Sig. E. Stassano	Napoli	Italien	1. Jan. 1884	27. Aug. 1884
270	Dr. G. Jatta	Napoli	Italien	1. Jan. 1884	
271	Prof. F. Clarke	Williamstown	Will. College	8. Jan. 1884	1. Mai 1884
272	Dr. F. Albert	Göttingen	Preußen	9. Jan. 1884	17. Juni 1884
273	Prof. F. Schmitz	Bonn	Preußen	17. Febr. 1884	12. April 1884
274	Prof. C. Eberth	Halle a./S.	Preußen	29. Febr. 1884	14. April 1884
275	Dr. B. Uljanin	Moskau	Russland	5. März 1884	11. Juni 1884
276	Dr. G. Berthold	Göttingen	Preußen	7. März 1884	20. April 1884
277	Prof. C. Chun	Königsberg	Preußen	16. März 1884	30. April 1884
278	Dr. F. Rückert	München	Baiern	17. März 1884	16. Juli 1884
279	Dr. G. Klebs	Tübingen	Württemberg	17. März 1884	20. April 1884
280	Dr. M. von Brunn	Leipzig	Preußen	17. März 1884	
281	Prof. A. M. Marshall	Manchester	British Assoc.	5. April 1884	26. April 1884
282	Dr. P. Fraisse	Leipzig	Baden	14. April 1884	9. Juli 1884
283	Prof. A. Swaen	Liège	Belgien	15. April 1884	13. Juli 1884
284	Dr. A. Korotneff	Moskau	Russland	25. April 1884	12. Juni 1884
285	Dr. W. Kükenthal	Halle a./S.	Preußen	17. Mai 1884	
286	Mr. W. F. R. Weldon	Cambridge	Cambridge	21. Juni 1884	1. Sept. 1884
287	Dr. M. Menzbier	Moskau	Russland	23. Juni 1884	5. Sept. 1884
288	Prof. M. Giuliani	Roma	Italien	7. Juli 1884	15. Aug. 1884
289	Prof. F. Gasco	Roma	Italien	11. Aug. 1884	25. Oct. 1884
290	Prof. C. Emery	Bologna	Italien	12. Aug. 1884	26. Oct. 1884
291	Dr. C. Crety	Roma	Italien	14. Aug. 1884	7. Sept. 1884
292	Dr. W. J. Vigelius	Haag	Holland	8. Sept. 1884	20. Dec. 1884
293	Dr. F. Raffaele	Napoli	Italien	18. Oct. 1884	
294	Mr. M. Jaquet	Genf	Schweiz	13. Nov. 1884	
295	Dr. A. D. Ónodi.	Budapest	Ungarn	21. Nov. 1884	
296	Dr. F. Albert	Göttingen	Preußen	28. Nov. 1884	
297	Dr. W. Repiachoff	Odessa	Russland	21. Dec. 1884	

Einen Theil der Früchte der von diesen Forschern geleisteten Arbeit zeigt das nachfolgende

Verzeichnis der Publicationen, welche in den Jahren 1882 bis 1884 von Seiten der die Arbeitstische besetzenden Naturforscher erfolgt sind.

Dr. E. Yung, De l'action des poisons chez les mollusques. Arch. des Sciences phys. et nat. 3. Sér. T. VII. 1882.

Dr. W. J. Vigelius, Vergl.-anat. Untersuchungen über das sog. Pancreas der Cephalopoden. Verh. k. Akad. van Wetens. Amsterdam. Deel XXII. 1882.

Dr. Th. Weyl, Die Säulenzahl im elektrischen Organ von Torpedo ocellata. Centralblatt f. d. med. Wiss. 1882. Nr. 16.

—— Physiologische und chemische Studien an Torpedo. Arch. für Anatomie und Physiologie für 1883 und für 1884, auch Zeitschr. f. physiol. Chemie 1883.

Prof. C. Emery, Contribuzioni all' Ittiologia. III. IV. Mittheil. Zool. Station Neapel. Bd. III. 1882.

—— Contribuzioni all' Ittiologia. V—IX. ibid. Bd. IV. 1883.

—— Intorno alle macchie splendenti della pelle nei pesci del Genere Scopelus. ibid. Bd. V. 1884.

Prof. G. von Koch, Über die Entwicklung des Kalkskelettes von Asteroides calycularis. Mittheil. Zool. Station Neapel. Bd. III. 1882.

—— Mittheilungen über das Kalkskelett der Madreporaria. Morpholog. Jahrbuch. Bd. VIII. 1882.

—— Vorläufige Mittheilungen über die Gorgonien etc. Mittheil. Zool. Station Neapel. Bd. III. 1882.

Dr. W. Giesbrecht, Beiträge zur Kenntnis einiger Notodelphyiden. ibid.

Prof. A. Götte, Abhandlungen zur Entw.-Geschichte der Thiere. Heft I. Unters. zur Entw.-Gesch. der Würmer. Leipzig 1882.

Dr. C. von Mereschkowski, Eine neue Art der Blastodermbildung bei den Decapoden. Zool. Anzeiger Nr. 101. 1882.

—— Les Suctociliés, nouveau groupe d'Infusoires etc. Comptes Rendus 1882.

—— Développement des Spermatozoides dans la Méduse Cassiopeia Borbonica. Arch. Zool. Experiment. T. X. 1882.

—— Structure et Développement des Nématophores chez les Hydroides. ibid.

—— Zoonérythrine et autres Pigments animaux. Bull. Soc. Zool. de France. 1883.

—— Développement de la Méduse Obelia. ibid.

Dr. J. W. van Wijhe, Über die Mesodermelemente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. Kon. Akad. van Wetens. Amsterdam. Deel XXII. 1882.

Dr. A. Korotneff, Zur Kenntnis der Siphonophoren. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.

—— Zur Kenntnis der Siphonophoren. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.

—— Entstehung der Gewebe. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.

—— Zur Histologie der Siphonophoren. Mitth. Zool. Stat. Neapel Bd. V. 1884.

Prof. A. G. Bourne, On certain methods of cutting and mounting microscopical sections. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 22. 1822.

Prof. A. G. Bourne, The central duct of the leech's nephridium. ibid.

—— On certain points in the Anatomy of the Polynoina etc. Transact. Linnean Soc. 2d Ser. Vol. II. 1883.

—— Contributions to the Anatomy of Hirudinea. Quart. Journ. Microsc. Sc. 1884.

Dr. O. Hamann, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 15. 1882.
—— Beiträge zur Kenntnis der Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38. 1883.
Prof. W. Salenski, Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Anneliden. Biolog. Centralblatt. Bd. 2. 1882.
—— Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. Mittheil. Zool. Station. Bd. IV. 1883.
—— Études sur le Développement des Annelides. I. Arch. Biol. T. III. 1883.
Prof. H. Ludwig, Entw.-Gesch. der Asterina gibbosa Forbes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.
Dr. B. Uljanin, Zur Naturgesch. des Doliolum. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.
—— Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, herausgeg. v. d. Zool. Station. X. Monographie. 1884.
Dr. J. Kennel, Über Ctenodrilus pardalis Clap. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. V. 1882.
Dr. C. Chun, Die Gewebe der Siphonophoren: II. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.
—— Über die cyklische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. Sitz.-Ber. k. Akad. Wiss. zu Berlin. 1883.
Dr. C. O. Whitman, A contribution to the Embryology, Life History and Classification of the Dicyemids. Mittheil. Zool. Station. Bd. IV. 1883.
Dr. J. Carrière, Die Fußdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäßsystem der Lamellibranchier. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 21. 1882.
Prof. E. Metschnikoff, Vergleichend embryolog. Studien III. Über die Gastrula einiger Metazoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.
Prof. A. Haddon, Notes on the Development of Mollusca. Quart. Journ. Microsc. Sc. N. S. Vol. 22. 1882.
—— On Budding in Polyzoa. ibid. Vol. 23. 1883.
Prof. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien: I. Rhabdocoelidae. Leipzig 1882.
Dr. G. Berthold, Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Botanik. Bd. 13. 1882.
—— Die Bangiaceen. VIII. Monographie der Fauna und Flora des Golfes von Neapel, herausgeg. v. d. Zool. Station. Leipzig 1882.
—— Die Cryptonemiaceen. 12 Monographie. 1884.
Mr. W. H. Caldwell, Preliminary Note on the Structure, Development and Affinities of Phoronis. Proc. Royal Soc. London 1882.
Prof. C. K. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. Fortsetzung. Verh. Kon. Akad. van Wetens. D. 23. Amsterdam 1882.
Dr. A. Foettinger, Note sur la formation du mésoderme dans la larve de Phoronis hippocrepia. Arch. de Biol. Vol. IV. 1882.
Mr. W. F. R. Weldon, Note on the early Development of Lacerta muralis. Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. 23. 1883.
Dr. R. Bergh, Beitrag zu einer Monographie der Gattung Marionia. Mittheil. Zool. Station Neapel. Bd. IV. 1883.
Dr. K. Brandt, Über die morphol. u. physiol. Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren. 2. Artikel. Mittheil. Zool. Station Neapel. Bd. IV. 1883.
Sig. Enrico Stassano, Nouvelles Recherches physiologiques sur la Torpille. Comptes Rendus 1883.
—— Contribuzione alla fisiologia degli spermatozoidi. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.
—— Ricerche sulla Sovraeccitabilità Nervosa-Motrice che si manifesta nei primi momenti dell' azione del Curare. Estr. dal Giornale La Psichiatria. Napoli. 1883.

Sig. Enrico Stassano, L'action du Curare dans la série animale. Comptes Rendus de la Soc. de Biologie de Paris. 1884.
—— La Generazione spontanea ecc. Giorn. Internaz. Sc. Mediche. VI. 1884.
Prof. G. Fritsch, Bericht über die Fortsetzung der Untersuchungen an elektrischen Fischen. Sitz.-Ber. kön. Akad. Wiss. zu Berlin. 1883.
—— Beiträge zur Embryologie von Torpedo: Bericht über die Fortsetzung der Untersuchung an elektrischen Fischen. Arch. f. Anatomie u. Physiologie. Physiol. Abth. Jahrgang 1884.
Dr. L. Örley, A. Zoologiai Állomások és az Állattani Kutatások Ujabb Modszerei. Budapest 1883.
—— Über die Athmung der Serpulaceen etc. Naturhist. Hefte. Budapest. Vol. 8. 1884.
—— Die Kiemen der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung. Mitth. Zool. Station. Bd. V. 1884.
Mr. J. T. Cunningham, Note on the structure and relations of the Kidney in Aplysia. ibid. Bd. IV. 1883.
Dr. F. Blochmann, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38. 1883.
—— Über die Drüsen des Mantelrandes bei Aplysia und verwandten Formen. ibid.
—— Die im Golfe von Neapel vorkommenden Aplysien. Mittheil. Zool. Station Neapel. Bd. V. 1884.
Prof. A. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
Dr. J. Frenzel, Über die sogenannten Kalkzellen der Gastropodenleber. Biolog. Centralbl. 1883.
—— Neuer Beitrag zur mikroskop. Technik. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.
—— Über die Mitteldarmdrüse (Leber) der Decapoden. Sitz.-Ber. k. Akad. Wiss. zu Berlin. 1883.
—— Über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. Mitth. Zool. Station. Neapel. Bd. V. 1884.
Prof. A. Della Valle, Sui Copepodi che vivono nelle Ascidie composte del Golfo di Napoli. R. Accad. dei Lincei. 1882/83.
—— Sul Ringiovanimento delle Colonie di Diazona violacea. Rendic. della R. Accad. delle Scienze di Napoli. 1884.
Dr. J. Brock, Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39. 1883.
Mr. A. E. Shipley, On the Structure and Development of Argiope. Mittheil. Zool. Station Neapel. Bd. IV. 1883.
Dr. D. v. Sehlen, Mikrokokken bei Area Celsi. Fortschr. der Medicin. Bd. 1. 1883.
—— Studien über Malaria. ibid. Bd. 2. 1884.
Bar. R. Valiante, Die Cystoseiren. VII. Monographie der Fauna und Flora des Golfes von Neapel, herausgeg. von d. Zool. Station 1883.
—— Sopra un' Ectocarpea parassita etc. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. IV. 1883.
Mag. M. Traustedt, Die einfachen Ascidien des Golfes von Neapel. ibid.
Dr. E. B. Wilson, The mesenterial filaments of the Alcyonaria. ibid. Bd. V. 1884.
Prof. R. Kossmann, Neueres über Cryptonisciden. Sitz.-Ber. k. Akad. Wiss. zu Berlin 1884.
Dr. C. Keller, Mittheilungen über Medusen. Recueil Zoologique Suisse. T. I. 1884.
Prof. H. Grenacher, Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abh. Naturf. Ges. Halle. Bd. 16. 1883.

Prof. C. E. Eberth, Die Befruchtung des thierischen Eies. Fortschritte der Medicin. Bd. 2. 1884.
Prof. E. van Beneden et Dr. Ch. Julin, La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve. Bull. Acad. Belg. 1884.
Prof. A. M. Marshall, On the nervous system of Antedon rosaceus. Quart. Journ. Microsc. Sc. 1884.
Dr. M. von Brunn, Weitere Funde von zweierlei Samenkörperformen in demselben Thiere. Zool. Anz. 7. Jahrg. 1884.
Dr. A. Garbini, Manuale per la Tecnica Moderna del Microscopio ecc. Verona 1884.
Dr. J. Fraipont, Recherches sur le système nerveux central et périphérique des Archiannélides. Archives de Biologie. T. V. 1884.
—— Le rein céphalique du Polygordius. Bull. Acad. Belg. 3. Sér. T. 8. 1884.
Mr. S. S. Harmer, On a method for the silver staining of marine objects. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. V. 1884.
Dr. B. Sharp, On the visual organs in Lamellibranchiata. ibid.
Dr. J. W. Spengel, Zur Anatomie des Balanoglossus. ibid.
Prof. G. Entz, Über Infusorien des Golfes von Neapel. ibid.
Dr. P. Schiemenz, Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten etc. ibid.
Dr. J. Beard, On the Life-History etc. of the genus Myzostoma. ibid.
Dr. G. Klebs, Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Peridineen. Bot. Zeit. 1884.

Ein fast noch überzeugenderes Bild von dem mächtigen Eingreifen der Zoolog. Station in die Production und den Haushalt der Wissenschaft liefert das folgende

Verzeichnis der vom 1. Januar 1882 bis zum 31. December 1884 versandten conservirten Seethiere.

1882.	10. Jan.	Dr. *L. Eger*. Wien.	Sendung: Comatula.
-	21. -	Prof. *L. de Sanctis*. Rom.	- Diversa.
-	21. -	Mr. *F. M. Balfour*. Cambridge.	- Diversa.
-	25. -	Prof. *de Loriol*. Chalet des Bois.	- Diadema europ.
-	31. -	Prof. *F. E. Schulze*. Graz.	- Coelent., Salpae.
-	6. Febr.	Prof. *du Plessis*. Lausanne.	- Coelent., Bryozoa.
-	6. -	Sig. *Bolles Lee*. Florenz.	- Spongiae calc.
-	10. -	Prof. *Seguenza*. Messina.	- Comatula.
-	10. -	Prof. *Steindachner*. Wien.	- Pisces.
-	10. -	Prof. *Marenzeller*. Wien.	- Annelida.
-	25. -	Prof. *Fritsch*. Berlin.	- Diversa.
-	6. März	Prof. v. *Marenzeller*. Wien.	- Diversa.
-	6. -	Dr. *Czeschka*. Graz.	- Cephalopoda.
-	6. -	Dr. *Krukenberg*. Heidelberg.	- Haut von Muraena.
-	12. -	Se. Kais. Hoheit Großfürst *Georg* von Russland.	- Diversa.
-	12. -	Dr. *Carrière*. München.	- Heteropoda.
-	12. -	Dr. *L. Eger*. Wien.	- Caryophyllia.
-	13. -	Prof. *Herdman*. Liverpool.	- Diversa.
-	13. -	Prof. *Higgins*. Liverpool.	- Diversa.
-	16. -	*N. Fenoult & Co.* Petersburg.	- Diversa.
-	20. -	Prof. *Whitman*. Neapel.	- Annelida.

1882.	30. März	Mr. *de Watteville*. Bern.	Sendung:	Diversa.
-	12. April	Prof. *Margo*. Budapest.	-	Diversa.
-	14. -	Dr. *B. Grassi*. Heidelberg.	-	Embr. v. Pristiurus.
-	17. -	Prof. *Sabatier*. Montpellier.	-	Amphioxus.
-	21. -	Herr *Birfelder*. Stuttgart.	-	Diversa.
-	1. Mai	Prof. *F. E. Schulze*. Graz.	-	Diversa.
-	4. -	Dr. *L. Eger*. Wien.	-	Diversa.
-	4. -	Dr. *Hamann*. Jena.	-	Ambulacralorgane von Echinus.
-	4. -	Prof. *Moseley*. Oxford.	-	Diversa.
-	6. -	Prof. *Vogt*. Genf.	-	Diversa.
-	10. -	Prof. *Stepanoff*. Charkoff.	-	Diversa.
-	10. -	Prof. *C. Emery*. Bologna.	-	Testudo graeca.
-	10. -	Dr. *Brock*. Göttingen.	-	Thiere für Histologie.
-	22. -	Museum of Natural History. Dublin.	-	Alle Classen.
-	23. -	Zoologisches Institut Heidelberg.	-	Diversa.
-	24. -	Dr. *Sochaczewer*. Berlin.	-	Gastropoda.
-	24. -	Prof. *Wartmann*. St. Gallen.	-	Pisces.
-	24. -	Dr. *Schulgin*. Villafranca.	-	Embryonen v. Cephalopoden.
-	5. Juni	Prof. *Weismann*. Freiburg i/B.	-	Diversa.
-	5. -	Prof. *H. Ludwig*. Gießen.	-	Echinoderm., Sepia etc.
-	13. -	Dr. *Carrière*. München.	-	Charybdaea, Mollusca.
-	14. -	Prof. *A. Quennerstedt*. Lund.	-	Diversa.
-	19. -	Prof. *R. Hertwig*. Königsberg.	-	Diversa.
-	22. -	Prof. *L. di Majo*. Napoli.	-	Diversa.
-	26. -	Cand. *Ed. Meyer*. Bonn.	-	Polyophthalmus.
-	29. -	Prof. *F. Roux*. Lausanne.	-	Diversa.
-	29. -	Prof. *Waldeyer*. Straßburg.	-	Coelenterata.
-	29. -	Dr. *E. Rey*. Leipzig.	-	Diversa.
-	2. Juli	Società Tecnica. Firenze.	-	Diversa.
-	2. -	Dr. *L. Eger*. Wien.	-	Spongiae, Corallium.
-	10. Aug.	Herr *G. Schneider*. Basel.	-	Diversa.
-	13. -	Mag. *Traustedt*. Herlufsholm.	-	Diversa.
-	17. -	Dr. *MacLeod*. Gent.	-	Pecten, Coelenterata.
-	20. -	Prof. *Dames*. Berlin.	-	Köpfe von Fischen.
-	24. -	Herr *L. Dreyfus*. London.	-	Diversa.
-	31. -	Prof. *Claus*. Wien.	-	Diversa.
-	31. -	Dr. *Imhof*. Napoli.	-	Diversa.
-	12. Sept.	Mr. *J. C. Puls*. Gent.	-	Vermes.
-	15. -	Dr. *L. Eger*. Wien.	-	Annelida.
-	16. -	Società Tecnica. Firenze.	-	Diversa.
-	23. -	Dr. *W. Leche*. Stockholm.	-	Diversa.
-	27. -	Dr. *Griesbach*. Mülhausen i/E.	-	Pecten, Anomia.
-	30. -	Prof. *Ehlers*. Göttingen.	-	Diversa.
-	4. Oct.	Dr. *Alb. Vogel*. Bern.	-	Cephalopoda.
-	11. -	Prof. *Marshall*. Manchester.	-	Diversa.
-	15. -	Prof. *F. Cohn*. Breslau.	-	Alcyonium, Pennatula.
-	23. -	Prof. *Moseley*. Oxford.	-	Diversa.

1882.	25. Oct.	Dr. *A. Vayssière.* Marseille.	Sendung:	Tylodina.
-	30. -	Rev. *A. M. Norman.* Burnmoor Rectory.	-	Diversa.
-	30. -	Dr. *L. Eger.* Wien.	-	Comatula-Larven.
-	30. -	Dr. *Goeldi.* Jena.	-	Balistes.
-	7. Nov.	Prof. *Ramsay Wright.* Toronto.	-	Copepoda.
-	9. -	Prof. *R. Hertwig.* Königsberg.	-	Diversa.
-	9. -	Friedrichs-Collegium Königsberg.	-	Diversa.
-	10. -	Zoolog. Institut Heidelberg.	-	Diversa.
-	10. -	Società Tecnica. Firenze.	-	Crustacea.
-	11. -	Prof. *C. Emery.* Bologna.	-	Diversa.
-	11. -	Prof. *G. von Koch.* Darmstadt.	-	Alcyonium.
-	12. -	Prof. *P. Pavesi.* Pavia.	-	Coelent., Annel.
-	12. -	Prof. *Moseley.* Oxford.	-	Carinella.
-	12. -	Dr. *Sochaczewer.* Berlin.	-	Chiton.
-	15. -	Prof. *du Plessis.* Lausanne.	-	Diversa.
-	16. -	Prof. *Traquair.* Edinburg.	-	Diversa.
-	16. -	Dr. *H. Virchow.* Würzburg.	-	Augen von Fischen.
-	5. Dec.	Prof. *J. C. Ewart.* Edinburg.	-	Alle Classen.
-	6. -	Prof. *G. Mayr.* Wien.	-	Diversa.
-	10. -	Dr. *L. Eger.* Wien.	-	Annel., Medus.
-	10. -	Prof. *Stepanoff.* Charkoff.	-	Diversa.
-	10. -	Prof. *Fede.* Napoli.	-	Diversa.
-	13. -	Prof. *E. Howarth.* Sheffield.	-	Diversa.
-	23. -	Prof. *B. Vetter.* Dresden.	-	Alle Classen.
-	29. -	Dr. *Broek.* Göttingen.	-	Mollusca.
-	29. -	Dr. *Spengel.* Bremen.	-	Cephalopoda.
-	29. -	Dr. *E. Rey.* Leipzig.	-	Diversa.
-	31. -	Prof. *Marshall.* Manchester.	-	Mysis, Phyllosoma.
1883.	7. Jan.	Prof. *R. Kossmann.* Heidelberg.	-	Mollusca.
-	7. -	Prof. *A. Weismann.* Freiburg i/B.	-	Obelia.
-	19. -	Mr. *Bradford.* London.	-	Diversa.
-	24. -	Prof. *Emery.* Bologna.	-	Pterotrachea mutica.
-	28. -	Prof. *A. Haddon.* Dublin.	-	Diversa.
-	28. -	Prof. *C. Vogt.* Genf.	-	Bonellia.
-	31. -	Dr. *Aug. Müller.* Frankfurt a/M.	-	Schulsammlung.
-	31. -	Società Tecnica. Firenze.	-	Diversa.
-	31. -	Dr. *A. Batelli.* Arezzo.	-	Diversa.
-	6. Febr.	Me. *Vimont.* Paris.	-	Diversa.
-	6. -	Prof. *Salensky.* Odessa.	-	Salpa democratica.
-	9. -	Dr. *Örley.* Budapest.	-	Diversa.
-	15. -	Prof. *N. Moseley.* Oxford.	-	Diversa.
-	15. -	Prof. *R. Monier.* Lille.	-	Diversa.
-	26. -	*Le Comte de Begouen.* Toulouse.	-	Diversa.
-	28. -	Dr. *P. C. Hoek.* Leiden.	-	Cirripedia.
-	13. März	Herr *J. Rinnboek.* Wien.	-	Diversa.
-	16. -	Queen's College. Cork.	-	Diversa.
-	16. -	Me. *Vimont.* Paris.	-	Diversa.
-	16. -	Mr. *Howel.* Rochester, U. S. A.	-	Terebratula.
-	17. -	Dr. *L. Eger.* Wien.	-	Calliactis effoeta.

1883.	18. März	Società Tecnica. Firenze.	Sendung:	Diversa.
-	22. -	Zool. Institut Würzburg.	-	Scalpellum.
-	30. -	Dr. *Steck*. Bern.	-	Diversa.
-	2. April	Sig. *D. Candida*, Napoli.	-	Diversa.
-	3. -	Dr. *F. Blochmann*. Heidelberg.	-	Mollusca.
-	3. -	Prof. *Gibelli*. Bologna.	-	Algen.
-	3. -	Anatomical Department Univ. Cambridge.	-	Lacerta, Julus.
-	18. -	Prof. *C. Emery*. Bologna.	-	Reptilia.
-	18. -	Dr. *van Bemmelen*. Utrecht.	-	Chiton.
-	23. -	Herr *L. Dreyfus*. Wiesbaden.	-	Diversa.
-	23. -	Dr. *Virchow*. Würzburg.	-	Electr.Org. v.Torpedo.
-	26. -	Dr. *Vigelius*. Dordrecht.	-	Mollusca, Pisces.
-	26. -	Herr *van Emden*. Dordrecht.	-	Cephalopoden.
-	26. -	Internat. Fischerei-Ausstellung. London.	-	Große Sammlung.
-	5. Mai	Prof. *H. Fol*. Genf.	-	Diversa.
-	5. -	Prof. *Moseley*. Oxford.	-	Squilla, Radiolaria.
-	5. -	Prof. *Grenacher*. Halle a. S.	-	Diversa.
-	8. -	Frau *M. Boll*. Roma.	-	Palaemonetes.
-	9. -	Società Tecnica. Firenze.	-	Diversa.
-	9. -	Prof. *W. Leche*. Stockholm.	-	Vermes, Bryozoa.
-	14. -	Prof. *Friant*. Nancy.	-	Diversa.
-	22. -	Me. *Vimont*. Paris.	-	Diversa.
-	22. -	Herr *H. Joos*. Rochlitz.	-	Diversa.
-	8. Juni	Dr. *Hamann*. Göttingen.	-	Synapta.
-	25. -	Prof. *G. v. Koch*. Darmstadt.	-	Diversa.
-	30. -	Dr. *L. Eger*. Wien.	-	Diversa.
-	4. Juli	Dr. *Pietro de Vescovi*. Roma.	-	Köpfe von Fischen.
-	9. -	Zool. Inst. Klausenburg	-	Diversa.
-	9. -	Museum-Verein. Klausenburg	-	Diversa.
-	9. -	Collegium zu Nagy-Enyed.	-	Schulsammlung.
-	9. -	Collegium zu Maros-Vasarhely.	-	Diversa.
-	9. -	Lehramts-Sem. Klausenburg.	-	cons. Thiere f. Dissect.
-	14. -	Cand. *A. Appellöf*. Kristineberg.	-	Mollusca.
-	15. -	Prof. *Nussbaum*. Bonn.	-	Electr.Org. v.Torpedo.
-	16. -	Mr. *H.C. Chadwick*. Manchester.	-	Diversa.
-	16. -	Prof. *Marshall*. Manchester.	-	Diversa.
-	19. -	Morph. Departm. Univ. Cambridge.	-	cons. Thiere f. Dissect.
-	7. Sept.	Prof. *H. N. Moseley*. Oxford.	-	Diversa.
-	7. -	Prof. *W.A. Herdman*. Liverpool.	-	Diversa.
-	9. -	Prof. *F. E. Schulze*. Graz.	-	Diversa.
-	9. -	Dr. *A. v. Heider*. Graz.	-	Diversa.
-	23. -	Prof. *P. W. Thomas*. Auckland.	-	Diversa.
-	28. -	Prof. *P. Strübel*. Parma.	-	Diversa.
-	29. -	Mr. *J. Tempère*. Storrington.	-	Spongiae.
-	14. Oct.	Hr. *Andreae*. Napoli.		Mollusca.
-	21. -	Prof. *R. Hertwig*. Bonn.	-	Diversa.
-	24. -	Prof. *Ehlers*. Göttingen.	-	Echinoderm., Coelent.
-	31. -	Prof. *Rüdinger*. München.	-	Petromyzon.

1883.	3. Nov.	Herr *G. Schneider*. Basel.	Sendung:	Diversa.
-	6. -	Prof. *Kollmann*, Basel.	-	Crustacea.
-	7. -	Dr. *L. Eger*. Wien.	-	Diversa.
-	7. -	Dr. *Hamann*. Göttingen.	-	Synapta.
-	13. -	Prof. *MacIntosh*. St. Andrews.	-	Diversa.
-	13. -	Dr. *S. van Oye*. Lille.	-	Coelenterata.
-	16. -	Società Tecnica. Firenze.	-	Coel., Echinoderm.
-	21. -	Prof. *A. C. Haddon*. Dublin.	-	Diversa.
-	23. -	Prof. *C. Emery*. Bologna.	-	Diversa.
-	23. -	Mr. *Marie* (Me. Vimont). Paris.	-	Spirographis.
-	27. -	I. M. die Königin v. Rumänien.	-	Kleine Sammlung.
-	29. -	Prof. *Hubrecht*. Utrecht.	-	Balanoglossus.
-	30. -	Prof. *Kowalevsky*. Odessa.	-	Diversa.
-	6. Dec.	Prof. *W. Leche*. Stockholm.	-	Annelida, Comatula.
-	7. -	Prof. *Yseux*. Univ. Libre. Bruxelles.	-	Sammlung.
-	9. -	Prof. *H. Carpenter*. Windsor.	-	Comatula.
-	14. -	Prof. *Stephens*. Sydney.	-	Sammlung.
-	18. -	Rev. *A. M. Norman*. Burnmoor Rectory	-	Sammlung.
-	20. -	Prof. *Moseley*. Oxford.	-	Diversa.
-	21. -	Queen's College. Cork.	-	Larven v. Crustaceen.
-	22. -	Dr. *Blochmann*. Heidelberg.	-	Holothuria.
-	22. -	Prof. *Anderson*. Queen's College, Galway.	-	Sepia etc.
-	28. -	Mr. *Marie*. Paris.	-	Pennatula etc.
-	28. -	Prof. *Grenacher*. Halle.	-	Augen v. Pterotrachea.
-	29. -	Prof. *Richiardi*. Pisa.	-	Sammlung.
-	29. -	Dr. *Boas*. Copenhagen.	-	Pteropoda.
1884.	6. Jan.	Prof. *Grassi*. Catania.	-	Sammlung.
-	6. -	Prof. *P. Stepanoff*. Charkoff.	-	Sammlung.
-	12. -	Mr. *A. S. Pennington*. Bolton.	-	Sammlung.
-	12. -	Mr. *J. J. Moore*. Liverpool.	-	Sammlung.
-	12. -	Dr. *Dawson*. Toronto (Canada).	-	Sammlung.
-	18. -	Dr. *Vigelius*. Haag.	-	Cassiopeja.
-	21. -	Dr. *Aug. Müller*. Frankfurt a. M.	-	Sammlung.
-	25. -	Mr. *Ch. J. Gatty*. Liverpool.	-	Diversa.
-	29. -	Zoolog. Museum. Petersburg.	-	Diversa.
-	30. -	Herr *R. Prendel*. Odessa.	-	Diversa.
-	31. -	Mr. *J. C. Puls*. Gand.	-	Echinodermata.
-	4. Febr.	Mr. *E. P. Ramsay*. Sydney.	-	Sammlung.
-	8. -	Mr. *Eug. Simon*. Paris.	-	Crustacea.
-	8. -	Mr. *Marie*. Paris.	-	Diversa.
-	13. -	Prof. *Friant*. Nancy.	-	Sammlung.
-	13. -	Prof. *C. Emery*. Bologna.	-	Sammlung.
-	16. -	Prof. *Géza Entz*. Klausenburg.	-	Sammlung.
-	16. -	Prof. *J. Matisz*. Fiume.	-	Sammlung.
-	16. -	Dr. *Zoltan von Roboz*. Kaposvar.	-	Serpula.
-	21. -	Prof. *Leuckart*. Leipzig.	-	Octopus, Eledone.
-	22. -	Mr. *Jules Maurice*. Douai.	-	Chaetopterus, Olindias.

1884.	23. Febr.	Dr. *L. Eger.* Wien.	Sendung:	Cecrops.
-	26. -	Prof. *R. Monier.* Lille.	-	Sammlung.
-	26. -	Prof. *C. Emery.* Bologna.	-	Augen v. Hippocampus.
-	28. -	Dr. *J. Kennel.* Würzburg.	-	Mollusca.
-	10. März	Ausstellung Turin.	-	Sammlung.
-	10. -	Istituto Froebel. Napoli.	-	Sammlung.
-	17. -	Prof. *Anderson.* Queen's College. Galway.	-	Sammlung.
-	17. -	Herr *Karl May.* Oschatz.	-	Holothuria, Echinod.
-	18. -	Herr *E. Pölzam.* Kasan.	-	Cestus veneris.
-	19. -	Dr. *L. Eger.* Wien.	-	Cecrops.
-	20. -	Cav. *S. Brogi.* Siena.	-	Mollusca.
-	27. -	Dr. *L. Örley.* Budapest.	-	Sammlung.
-	28. -	Mr. *Marie.* Paris.	-	Salpae.
-	28. -	Società Tecnica. Firenze.	-	Sammlung.
-	28. -	Dr. *Nusbaum.* Warschau.	-	Sammlung.
-	28. -	Dr. *L. Eger.* Wien.	-	Emys europea.
-	7. April	Prof. *Moseley.* Oxford.	-	Amphioxus, Lepas.
-	7. -	Prof. *Ciaccio.* Bologna.	-	Hippocampus, Syngnathus.
-	10. -	Mr. *Marie.* Paris.	-	Salpae.
-	10. -	Dr. *Rawitz.* Berlin.	-	Avicula, Lithodomus.
-	13. -	Prof. *Bourne.* London.	-	Sammlung.
-	18. -	Prof. *Leuckart.* Leipzig.	-	Sammlung.
-	24. -	Mr. *Sanz de Diego.* Madrid.	-	Sammlung.
-	1. Mai	Prof. *Stepanoff.* Charkoff.	-	2 Sammlungen.
-	5. -	Cand. *M. zur Mühlen.* Dorpat.	-	Carcharias, Scyllium.
-	5. -	Mr. *Holder.* Stalybridge.	-	Corallium rubrum.
-	10. -	Zool. Cabinet. Univ. Kasan.	-	Sammlung.
-	10. -	Museum der Akad. der Wiss. Petersburg.	-	Sammlung.
-	19. -	Prof. *Rüdinger.* München.	-	Haiembryonen.
-	21. -	Mr. *J. S. Blake.* Nottingham.	-	Sammlung.
-	21. -	Prof. *Chun.* Königsberg.	-	Sammlung.
-	23. -	Mr. *Marie.* Paris.	-	Petromyzon.
-	23. -	Società Tecnica. Firenze.	-	Rhizostoma, Cerianthus.
-	23. -	Prof. *C. Emery.* Bologna.	-	Ophiuridea.
-	28. -	Prof. *Eberth.* Halle a. S.	-	Diversa.
-	28. -	Mr. *A. S. Pennington.* Bolton.	-	Diversa.
-	31. -	Musée d'Histoire Nat. Genève.	-	Sammlung.
-	31. -	Prof. *Vogt.* Genf.	-	Sammlung.
-	4. Juni	Dr. *Marshall.* Leipzig.	-	Tethya lyncurium.
-	4. -	Prof. *A. M. Marshall.* Manchester.	-	Sammlung.
-	4. -	Mr. *H. C. Chadwick.* Manchester.	-	Sammlung.
-	5. -	Mr. *Gatty.* Liverpool.	-	Corallium rubrum.
-	16. -	Prof. *Margo.* Budapest.	-	Corallium rubrum.
-	16. -	Prof. *Hubrecht.* Utrecht.	-	Ascidia mentula.
-	16. -	Dr. *L. Eger.* Wien.	-	Comatula med.
-	16. -	Herr *L. Dreyfus.* Wiesbaden.	-	Corallium rubrum.

1884.	23. Juni	Prof. *Alb. de Prato.* Parma.	Sendung:	Conchylia.
-	23. -	Mr. *R. Vallentin.* Leytonstone.	-	Ascidia.
-	27. -	Prof. *F. E. Schulze.* Berlin.	-	Sammlung.
-	27. -	Mr. *Marie.* Paris.	-	Corallium rubr.
-	27. -	Prof. *de Loriol.* Chalet des Bois.	-	Echinodermata.
-	30. -	Prof. *A. Agassiz.* Harvard Coll.	-	Sammlung.
-	2. Juli	K. Naturalien-Cabinet. Stuttgart.	-	Sammlung.
-	5. -	Mr. *A. Heath.* London.	-	Physalia.
-	5. -	Naturgeschichtl. Museum. Groningen.	-	Corallium rubrum.
-	5. -	Dr. *Rawitz.* Berlin.	-	Mollusca.
-	9. -	Dr. *F. Hundeshagen.* Leipzig.	-	Aplysina.
-	11. -	Prof. *Moseley.* Oxford.	-	Corallium, Sipunculus.
-	12. -	Dr. *von Brunn.* Leipzig.	-	Schild v. Thalassochelis, Amphioxus.
-	16. -	Herr *H. Putze.* Hamburg.	-	Argonauta argo.
-	17. -	Prof. *H. Gierke.* Breslau.	-	Gehirne v. Haien etc.
-	17. -	Prof. *Kupffer.* München.	-	Embr. von Torpedo.
-	17. -	Prof. *Kollmann.* Basel.	-	Embr. von Torpedo.
-	23. -	Dir. *Grütter.* St. Gallen.	-	Sammlung.
-	23. -	The Donough School. Baltimore.	-	Sammlung.
-	23. -	Biological Departm. Williams College. Williamstown, Mass.	-	Sammlung.
-	1. Aug.	Mr. *G. E. Mason.* London.	-	Rana esculenta.
-	1. -	Dr. *C. F. Jickeli.* Hermannstadt.	-	Antedon rosacea.
-	7. -	Anatom Instit. Univ. Freiburg.	-	Mustelus, Scyllium.
-	7. -	Dr. *B. Hatschek.* Linz.	-	Amphioxus.
-	8. -	Dr. *John Beard.* Manchester.	-	Embr. von Torpedo.
-	10. -	Herr *A. Wenke.* Jaromierz.	-	Coelenter., Vermes.
-	10. -	Mr. *Chas. Jeffreys.* Tenby.	-	Conchylia.
-	11. -	Prof. *Friant.* Nancy.	-	Corallium, Diversa.
-	13. -	Mr. *Puls.* Gand.	-	Corallium rubr.
-	17. -	Prof. *Hoffmann.* Leiden.	-	Sammlung.
-	27. -	Prof. *N. Kowalevsky.* Kasan.	-	Gehirne von Torpedo.
-	27. -	Mr. *E. B. Jeaffreson.* London.	-	Echinodermata.
-	27. -	Herr *H. Putze.* Hamburg.	-	Cassiopeja borbonica.
-	29. -	Prof. *A. Bourne.* London.	-	Corall. rubr.
-	29. -	Mr. *Weldon.* Cambridge.	-	Corall. rubr.
-	30. -	Se. Exc. Botschafter *v. Keudell.* Rom.	-	Sammlung.
-	6. Sept.	Prof. *Grenacher.* Halle a. S.	-	Cor. rubrum, Amphioxus.
-	17. -	Prof. *Richiardi.* Pisa.	-	Sammlung.
-	17. -	Dr. *J. Singer.* Regensburg.	-	Corall. rubrum.
-	18. -	Mr. *Marie.* Paris.	-	Sammlung.
-	19. -	Dr. *Julius Blaue.* Halle a. S.	-	Sammlung.
-	20. -	Dr. *Goronowitsch.* Heidelberg.	-	Algae.
-	22. -	Istituto Tecnico. Arezzo.	-	Tethya, Cor. rubrum.
-	26. -	Prof. *Ehlers.* Göttingen.	-	Sipunculus, Sepia.
-	10. Oct.	Dir. *Reinhard.* Odessa.	-	Algae.

1884.	16. Oct.	Zool. Inst. Univ. Berlin.	Sendung:	Sammlung.
-	19. -	Dr. *Meffert*. Breslau.	-	Corall. rubrum.
-	19. -	Dr. *A. Batelli*. Firenze.	-	Flossen von Motella.
-	22. -	National-Museum Budapest.	-	Cor. rubrum.
-	22. -	Herr *H. Wettstein*. Küssnacht.	-	Scorpio europaeus.
-	24. -	Mr. *Thomas Bolton*. Birmingham.	-	Sammlung.
-	25. -	Prof. *C. Claus*. Wien.	-	Peneus, Stenopus.
-	29. -	Med. pract. *Honegger*. Zürich.	-	Gehirne von Haien.
-	5. Nov.	Prof. *R. Mitsukuri*. Tokio, Japan.	-	Sammlung.
-	5. -	Prof. *Emery*. Bologna.	-	Corall. rubrum.
-	10. -	Morphol. Lab. Cambridge.	-	Holothuria, Sepia.
-	12. -	Mr. *C. Puls*. Gand.	-	Sammlung.
-	12. -	Dr. *Simroth*. Leipzig.	-	Cor. rubrum.
-	12. -	Dr. *Mösch*. Zürich.	-	Cor. rubrum.
-	12. -	Prof. *Bourne*. London.	-	Amphioxus.
-	12. -	Mr. *Davidson*. Brighton.	-	Brachiopoda.
-	13. -	Dr. *Mendelsohn*. Posen.	-	Diversa.
-	21. -	Mr. *A. S. Pennington*. Bolton.	-	Sammlung.
-	21. -	Prof. *P. Stepanoff*. Charkoff.	-	Corall. rubrum.
-	22. -	Zool. Institut. Würzburg.	-	Embr. v. Haien.
-	24. -	Dr. *Spengel*. Bremen.	-	Diversa.
-	4. Dec.	Dr. *A. Vayssière*. Marseille.	-	Bulla striata.
-	4. -	Prof. *Burbach*. Gotha.	-	Conchylia.
-	5. -	Mr. *Marie*. Paris.	-	Sepia.
-	10. -	Prof. *Mercanti*. Arezzo.	-	Diversa.
-	10. -	Conte *Peracca*. Torino.	-	Lacerta muralis.
-	11. -	Mr. *R. Damon*. Weymouth.	-	Sammlung.
-	15. -	Dr. *Crety*. Roma.	-	Diversa.
-	20. -	Dr. *W. J. Vigelius*. Haag.	-	Sammlung.
-	22. -	Dr. med. *Escherich*. München.	-	Sammlung.
-	22. -	Mr. *R. Vallentin*. Leytonstone.	-	Diversa.
-	22. -	Prof. *R. Kossmann*. Heidelberg.	-	Sacculina.
-	22. -	Prof. *N. Wagner*. Petersburg.	-	Doliolum.
-	22. -	Mr. *Ch. Jeffreys*. Tenby.	-	Conchylia.

Erwägt man, dass mehr als 50 Procent dieser Sendungen, also etwa 200, unmittelbar in wissenschaftliche Arbeit umgesetzt worden sind, und dass ohne solches Material viele dieser Arbeiten gar nicht hätten hergestellt werden können, andere sehr viel unvollkommener ausgefallen wären, so wird es wohl nicht als Übertreibung bezeichnet werden dürfen, wenn ich behaupte, dass die Zoolog. Station in Neapel einen größeren Antheil an der wissenschaftlichen Production des letzten Jahrzehnts nimmt, als irgend eine andere zoologische Anstalt Europas und Amerikas. Und dieser Antheil ist vielleicht qualitativ noch größer als quantitativ.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit eines Umstandes gedenken, der in den letzten Jahren öfters Anlass zu missverständlichen Auffassungen geboten hat.

Ich bin gefragt und aufgefordert worden, die Conservirungsmethoden der Zoologischen Station durch Beschreibung zum Allgemeingut der Wissenschaft zu machen, ja kürzlich bin ich gebeten worden, diese Methoden einer zu gründenden neuen Zoologischen Station zu überantworten, um mittels derselben den Betriebsfonds eben dieser projectirten Station zu vergrößern. Ich habe das abgeschlagen. Die Gründe, die mich dabei bestimmten, sind die folgenden.

Man hat mir angedeutet, es sähe wie Geheimniskrämerei aus, dass die Zoologische Station mit diesen Methoden hinter dem Berge hielte, das Wohl der Wissenschaft müsse doch höher stehen, als die Sonderinteressen eines Institutes. Dieser Vorwurf hat mich überrascht. Das Wohl der Wissenschaft glaube ich einigermaßen zu kennen, und habe bewiesen, dass ich ihm nicht bloß mit Redensarten, sondern mit der That zu dienen weiß. Ich verstehe vollkommen zu würdigen, dass ich in Hingabe an die Förderung der Wissenschaft zahllose Genossen habe, darunter Viele, die vielleicht größere Opfer dafür bringen und gebracht haben, als ich. Auch kann mir nichts unbehaglicher werden und mich peinlicher berühren, als wenn ich auch nur entfernt als eine Art Märtyrer des wissenschaftlichen Enthusiasmus angesehen werde.

Das involvirt aber durchaus nicht die Nöthigung, mir von anderer Seite sagen zu lassen, was ich zur Förderung der Wissenschaft zu thun oder zu lassen habe. Mir steht einstweilen fest, dass die Zoologie durch nichts so sehr gefördert werden kann, als durch die unausgesetzte Kräftigung der Zoolog. Station zu Neapel. Weder die Gründung einer neuen Station, es sei wo es sei, noch die vorgeschlagenen Cartellbeziehungen, den Zugang zur neapolitanischen Station durch den mir gewährten Zugang zu einer anderen zu erkaufen, oder das Ansinnen, die Conservirungsmethoden zum Wohl der Wissenschaft zu veröffentlichen, können mich in der Überzeugung wankend machen, dass es meine Pflicht der Wissenschaft gegenüber ist, die Zoolog. Station zu Neapel vor Schaden, vor jeglicher Verringerung ihrer materiellen Mittel zu schützen. »Salus reipublicae summa lex esto!« — und meine respublica ist die Zoolog. Station und keine höhere Pflicht erkenne ich an, es sei denn, die materielle Existenz Derjenigen zu sichern, die mit mir ihre Zeit, Kraft und Zukunft an das Gedeihen der Station gesetzt haben.

Übrigens giebt man sich Täuschungen hin, wenn man glaubt, die Zoolog. Station bezöge aus dem Erlös der verkauften Präparate beträchtliche Summen. Das ist nur in sehr geringem Maße der Fall, dazu sind die Preise zu niedrig, die Unkosten zu hoch. Wollte irgend ein anderes Institut oder gar ein Einzelner, selbst mit Hilfe unserer Conser-

virungsmethoden, ein Concurrenzgeschäft betreiben, so würde sich bald herausstellen, dass die Rechnung ohne den Wirth gemacht ist. Nur ein so großes Institut wie die neapolitanische Station mit ihren vielseitigen Betriebsmitteln kann eine solche Thätigkeit ohne materiellen Verlust, ja mit mäßigem Gewinn durchführen. Dies zur Beruhigung aller Derjenigen, die sich goldene Berge von dem Betriebe eines solchen Conservirungsgeschäfts versprechen. Aber auch auf den kleinen Gewinn, den die Zoolog. Station auf diese Weise macht, könnte sie nicht verzichten, so lange ihre Zukunft nicht völlig sichergestellt ist, so lange sie noch an Lasten zu tragen hat, welche aus der Vergangenheit herrühren, und so lange sie mit Betriebsdeficits zu kämpfen hat, welche ihr aus der Förderung rein wissenschaftlicher Interessen erwachsen.

An diese Darlegung knüpfe ich noch eine Mittheilung, die in weiten wissenschaftlichen Kreisen ein freudiges Echo hervorrufen wird. Es ist dem unermüdlichen Eifer des Conservators gelungen, auch die bisher renitentesten und zugleich schönsten aller Seethiere, die Siphonophoren, in vollkommener Gestalt, Durchsichtigkeit, ja zum Theil sogar mit den ursprünglichen Farben zu conserviren. *Agalma*, *Forskalia*, *Physophora*, *Apolemia*, *Rhizophysa* etc., — diese märchenhaften Gestalten der pelagischen Fauna wurden bis vor Kurzem als völlig unconservirbar erachtet: die Zool. Station hat auch diesen Triumph zu verzeichnen, allen binnenländischen Instituten, Museen, Schulen und Sammlern eine vollkommene Serie von vollendet conservirten Siphonophoren zu Gebot stellen zu können, welche die Gestalt und Zusammensetzung dieser wunderbaren Geschöpfe in nahezu lebenswahrer Gestalt vor Augen führen.

Da auch weitere Fortschritte in anderer Richtung gemacht worden sind, so ist es als wünschenswerth erachtet worden, ein neues »Preisverzeichnis« zu publiciren, das dem nächsten Hefte beigelegt und auch separat versandt werden soll. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, dass »wir es vorziehen, lieber große Lücken in unserem Verzeichnis bestehen zu lassen, als ungenau oder irrig bestimmte Formen unter der Verantwortlichkeit der Zool. Station in die Welt zu schicken«, und mache hier nochmals darauf aufmerksam, dass die lediglich praktische Zwecke verfolgende Liste durchaus kein faunistischer Katalog sein kann und soll. Von den normalen Amphipoden, die in mehr denn 80 Arten vertreten sind, finden sich nur 2 aufgeführt; es soll eben der in Arbeit befindlichen Monographie über sie durch Zerstreuung des Materiales nicht vorgegriffen werden. Und ähnlich verhält es sich mit manchen anderen Gruppen.

Ich schließe an diese Erörterung noch das

Verzeichnis der vom 1. Januar 1882 bis zum 31. December 1884 versandten mikroskopischen Präparate.

1882.	10. Febr.	*Edmund Whaler.* London.	Sendung:	225	Präparate.
–	10. –	*Gustav Schneider.* Basel.	–	2010	–
–	13. –	Prof. *Fritsch.* Berlin.	–	26	–
–	14. –	*E. Ward.* Manchester.	–	103	–
–	18. –	Prof. *van Ankum.* Groningen.	–	66	–
–	24. –	*R.* u. *J. Beck.* London.	–	224	–
–	24. –	*Ch. Baker.* London.	–	227	–
–	24. –	*L. Dreyfus.* London.	–	35	–
–	12. März.	*Térisse.* Castellamare.	–	18	–
–	8. April.	Prof. *Emery.* Bologna.	–	6	–
–	11. –	*J. D. Gibson.* Napoli.	–	11	–
–	14. –	Prof. *Lankester.* London.	–	35	–
–	18. –	Prof. *Mojsisovics.* Graz.	–	55	–
–	18. –	Prof. *Haddon.* Dublin.	–	19	–
–	29. Juni.	Prof. *Roux.* Lausanne.	–	5	–
–	29. –	Prof. *Leche.* Stockholm.	–	13	–
–	29. –	*C. Baker.* London.	–	46	–
–	19. Sept.	Prof. *Leche.* Stockholm.	–	19	–
–	19. –	Prof. *Haddon.* Dublin.	–	44	–
–	7. Oct.	University of Wisconsin. Madison.	–	26	–
–	9. Nov.	*L. Dreyfus.* London.	–	27	–
–	9. –	Prof. *Ramsay Wright.* Toronto.	–	96	–
–	9. –	Prof. *Gasco.* Roma.	–	106	–
–	2. Dec.	Prof. *G. Mayr.* Wien.	–	7	–
1883.	1. Febr.	Prof. *J. Jeffrey Bell.* London.	–	19	–
–	5. März.	Prof. *Ewart.* Edinburg.	–	102	–
–	5. –	Prof. *W. Salensky.* Odessa.	–	55	–
–	3. April.	Zool. Museum d. Univ. Halle.	–	84	–
–	10. Mai.	Prof. *Leche.* Stockholm.	–	2	–
1883.	4. Sept.	Prof. *Haddon.* Dublin.	–	34	–
–	4. –	Prof. *Herdman.* Liverpool.	–	12	–
–	4. –	Prof. *Thomas.* Auckland, Neu-Seeland	–	28	–
–	4. –	Prof. *Yseux*, Univ. Libre, Bruxelles.	–	30	–
–	14. Dec.	Prof. *Packard.* Bronn Univ., Providence. RJ. N.-Amerika.	–	25	–
–	15. –	Prof. *MacIntosh.* St. Andrews.	–	52	–
–	15. –	Prof. *Camerano.* Torino.	–	50	–
1884.	31. Jan.	Dr. *Gravis.* Bruxelles.	–	33	–
–	24. Febr.	Zool. Laborat. der Univ. Charkoff.	–	14	–
–	25. –	Physiol. Laborat. d. Univ. Charkoff.	–	16	–
–	25. –	Zootom. Laborat. d. Univ. Charkoff.	–	2	–
–	25. –	Dr. *W. J. Vigelius.* Haag.	–	3	–
–	18. Juni.	*Ch. J. Dupont.* Beauvais.	–	8	–
–	18. –	Lab. de Zoologie. Nancy.	–	7	–
–	18. –	Zootom. Cabinet der Univ. Kasan.	–	61	–

1884.	22. Juli.	Prof. *Palmén*. Helsingfors.	Sendung:	69 Präparate
-	18. Dec.	Dr. *Vigelius*. Haag.	-	17 -
-	18. -	Gymnasium. Haag.	-	14 -

Von den in dieser Liste aufgeführten Präparaten sind die an Edmund Whaler und R. u. J. Beck in London, so wie die an Gustav Schneider in Basel und E. Ward in Manchester gelieferten nur als in Commissionsbetrieb gegebene anzusehen. Die Zoolog. Station hat es zunächst aufgegeben, weitere mikroskopische Präparate herzustellen, da es sich zeigte, dass der Verkauf nicht die Kosten deckte. Vielleicht gelingt es in späterer Zeit und nach besser durchdachtem Plane, auch diese Thätigkeit neu zu beleben.

Ich wende mich nun zu den eigenen Publicationen der Zoolog. Station.

Schon im »Bericht über das Jahr 1881« (Mitth. a. d. Z. St. III) habe ich ausgesprochen, dass der Schwerpunkt derselben in der Fortführung des großen faunistischen Werkes liegt. Von der »Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte« sind in den verflossenen drei Jahren 5 zoologische und 4 botanische Monographien erschienen. Das Jahr 1882 brachte V. Chaetognathen von Dr. B. Grassi, VI. Caprelliden von Dr. P. Mayer, VII. die Cystoseiren von Baron R. Valiante, VIII. die Bangiaceen von Dr. G. Berthold und IX. Actinien (erster Theil) von Dr. Angelo Andres. Der vierte Jahrgang 1883 wird gebildet durch X. Doliolum von Dr. B. Ulianin und XI. Polycladen (Seeplanarien), erster Theil, von Dr. Arnold Lang. Der fünfte Jahrgang 1884 endlich XI. Polycladen (zweiter Theil) von Dr. A. Lang und XII. die Cryptonemiaceen von Dr. G. Berthold.

Mit diesen Publicationen steht die Zoolog. Station wohl zweifellos an der Spitze der publicirenden Institute unserer Wissenschaft, sowohl was den Umfang und die Ausstattung, als auch die Durcharbeitung des Stoffes anbelangt. Die bisher veröffentlichten Monographien bieten zusammen 303 Bogen Text mit 159 Tafeln, deren viele zu den vollendetsten gehören, welche je hergestellt worden sind.

Anlässlich dieser Tafeln sind mir mehrfach Vorhalte gemacht: man findet, dass dieselben zu luxuriös seien. Dieser Vorwurf hat viel mehr Recht, als so mancher andere, der gegen die Verwaltung der Zoolog. Station erhoben wird. Es ist wahr, die Ausstattung der Monographien ist eine sehr kostbare, aber dennoch lässt sich nicht ohne Weiteres erklären, dass sie in schädlichen Luxus ausarte. Ich bin selbst freilich principiell durchaus geneigt, unserer Epoche den Vorwurf zu machen,

sie verschwende viel zu viel Zeit und Geld auf bildliche Darstellung der wissenschaftlichen Funde, vertheuere dadurch die Arbeit selber und überlaste die Kaufkraft der Bibliotheken und des wissenschaftlichen Publicums. Wo eine sorgfältige Beschreibung ausreicht, wird heut zu Tage ein Bild geliefert: wo eine schematische Abbildung genügte, wird ein mit Detail überladenes Porträt geliefert; wo durch Unterschiede der Schraffirung, des Schattens, eventuell des Tones Alles klar gemacht werden könnte, tritt kostbarer Farbendruck ein. Ein Aufsatz, der vielleicht seinen ganzen Werth in einer »Vorläufigen Mittheilung« schon erschöpft hat, erhält trotzdem eine Reihe womöglich colorirter Tafeln — und giebt man Acht auf die unwillkürlichen Äußerungen der Forscher, wenn sie eine neue Arbeit in die Hände nehmen, so ist das Erste beim Betrachten der Abbildungen, dass ihre größere oder geringere Schönheit hervorgehoben wird. Darin liegt neben vielem Selbstverständlichen doch auch ohne Zweifel ein pathologisches Symptom. Ich habe viele Forscher bei der Arbeit beobachtet und glaube bemerkt zu haben, dass Eitelkeit und Ehrgeiz einen nicht geringen Antheil an dieser Hypertrophie der Abbildungen haben. Ich gebe bereitwilligst zu, dass die Publicationen der Zoolog. Station von dieser Krankheit keineswegs frei sind, aber ich muss auch zugestehen, dass es den gegenwärtig Arbeitenden nicht leicht wird, sich der herrschenden Strömung zu entziehen oder gar ihr bewusst entgegen zu arbeiten. Für mich selbst muss ich indess erklären, dass ich gesonnen bin, auf Mittel zur Abhilfe dieses Übelstandes hinzuwirken, zunächst in den Publicationen der Zoolog. Station selber, dann aber auch, so weit sonst mein persönlicher Einfluss reicht. Ich habe bei der Discussion dieser Verhältnisse häufig Gelegenheit gehabt, mit dem folgenden Argumentum ad hominem durchzudringen. Ich sagte dem durch Abbildungen Zeit und Geld nicht schonenden Forscher: »wenn Ihnen eine Summe von 10000 fr. zur Verfügung gestellt würde und Sie die Wahl hätten, damit eine Untersuchung auszuführen und mit kostbaren Abbildungen zu publiciren, oder aber $^1/_3$ der Zeit und des Geldes zu einer zweiten Untersuchung zu verwenden, wodurch dann die Abbildungen für die erste in Zahl und Ausführung geringer würden — was würden Sie wählen?« Die Antwort war immer dieselbe und die selbstverständliche. Da nun aber äußerst selten die Autoren selbst die Verleger ihrer Arbeiten sind, so zeichnen und malen sie darauf los, »après nous le déluge!« Kommt nun noch dazu, dass nachgerade Jeder seine eigene Zeitschrift hat, jede Zeitschrift mit allen anderen »Schriftenaustausch« verlangt, so gerathen wir schließlich in eine unerträgliche Lage, gegen die es gar kein ande-

res Heilmittel giebt, als die bewusste Beschränkung in der Production von Abbildungen.

Die Zoolog. Station verfolgt mit der »Fauna und Flora etc.« ausgesprochenermaßen das Ziel, ein grundlegendes Werk für die gesammte marine Zoologie zu liefern, dieselbe zunächst aus der heillosen Verwirrung ihrer Nomenclatur zu reißen, durch Abbildung und Beschreibung die Speciesunterscheidung zu festigen, dann aber nach allen Richtungen der wissenschaftlichen Disciplinen die Kenntnis der behandelten Objecte so weit zu führen, dass spätere Forscher, von den einzelnen Monographien ausgehend, die vorher liegende Litteratur nahezu entbehren können. Lässt sich dies Ziel auch nicht in allen Fällen erreichen, so wird doch danach gestrebt und je länger je mehr demselben nahe zu kommen gesucht.

Überblickt man aber die Abbildungen der Seethiere wie sie bisher in der Litteratur der vergangenen Jahrzehnte sich vorfinden, so kann man sich der Wahrnehmung nicht verschließen, wie kläglich sie gegenüber denen der Wirbelthiere, Insecten und Conchylien sind. Höchstens die höheren Crustaceen und Echinodermen können sich als einigermaßen naturgetreu abgebildet bezeichnen lassen. Aber die Würmer, Coelenteraten, Spongien, Bryozoen — kurz all die sogenannten niederen Seethiere existiren nur in mangelhafter Darstellung. In den seltensten Fällen geben uns die Abbildungen eine annähernde Idee der Färbung und Zeichnung, denn sie sind meist nach conservirten Exemplaren gemacht, und da nicht Jeder in der Lage ist, die Thiere in natura zu sehen, so bleibt es bei der aller unvollkommensten Darstellung oft Jahre und Jahrzehnte hindurch.

Da Wandel zu schaffen ist eine der Aufgaben der großen Monographien der »Fauna und Flora«. Sie vollzieht also eine wissenschaftliche Function, indem sie naturgetreue Abbildungen der lebenden Thiere giebt. Es kommt nun aber dazu, dass die Unkosten dieser Function durch den Absatz gedeckt werden, der durch sie hervorgerufen wird. Eine beträchtliche Zahl von Subscribenten zahlt den Subscriptionspreis nur wegen der farbigen Tafeln, welche auch dem Laien eine gewisse Anschauung von den Geschöpfen des Meeres beibringen. Und da nun allein dieser Zutritt der Laien zum Absatzgebiet der »Fauna und Flora« es ermöglicht hat, den Subscriptionspreis so außerordentlich niedrig zu halten, so fällt in der That jeder ernstliche Grund zur Klage fort — ja, die farbigen Habitusbilder dienen sogar dazu, in weiteren Kreisen die ersten Spuren eines Interesses an der Forschung der marinen Organismen zu verbreiten, und manch Einer, der an diesen Abbildungen

Freude hat, geht bereitwillig darauf ein, auch noch einen Schritt weiter zu thun, nimmt von der ganzen Maschinerie des wissenschaftlichen Lebens Kenntnis und hilft ihr im gegebenen Falle aus der Noth. Es wäre mir ein Leichtes, diesen Satz durch Beispiele zu erhärten.

Ich will indess hier nicht näher auf diese Fragen eingehen, da ich mir vorbehalte, in gemeinsamer Besprechung und Erörterung mit einer größeren Zahl von Fachgenossen, besonders auch von Herausgebern und Verlegern Schritte zu berathen, welche zu einer Verminderung der Gefahren führen könnten, die dem Gesammthaushalt der Zoologie aus der jetzigen ziel- und zügellosen Praxis, alles Nöthige und Unnöthige abzubilden, erwachsen müssen.

Die zweite große Zeitschrift der Zoolog. Station, der »Zoologische Jahresbericht«, hat in den verflossenen drei Jahren mancherlei Fortschritte in der Organisation gemacht. Diese Fortschritte werden hauptsächlich in der localen Concentration der bearbeitenden Kräfte gesucht. In diesem Sinne ist zunächst nach Übereinkunft mit Prof. V. Carus in Leipzig die Redaction erst eines Theiles und allmählich des ganzen Jahresberichtes an die Zoolog. Station, specieller an Dr. Paul Mayer und Dr. Wilh. Giesbrecht übergegangen. Auch von den Referaten wird ein immer wachsender Theil in der Zoolog. Station ausgearbeitet. Dieser Concentrationsprocess würde schon größere Ausdehnung erlangt haben, träte nicht Raum- und Geldmangel hindernd in den Weg. Die Zoolog. Station benöthigt aus Gründen ihrer gesammten Aufgaben einer größeren Specialisirung ihrer verwaltenden Kräfte — diese Specialisirung soll, wenn sie sich einmal durchführen lassen wird, auch die Bearbeitung des Zoolog. Jahresberichtes erleichtern, da für die meisten größeren Gruppen der Thiere — mit Ausschluss der Insecten und höheren Wirbelthiere — ein sie bearbeitender Referent in der Zoolog. Station selbst eine dauernde Stellung finden müsste. Es liegt aber in der Natur der Dinge, dass ein so umfassendes Ziel nur allmählich und annähernd erreicht werden kann.

Die dritte, wenn schon älteste Publication der Station, die »Mittheilungen aus der Zoolog. Station«, hat, wie das vorliegende Heft darthut, den VI. Band erreicht und damit bewiesen, dass sie lebensfähig ist, wenn sie auch wegen der oben betonten schwierigen Lage des Büchermarktes noch nicht so weit gelangt ist, ohne Zuschuss bestehen zu können. Immerhin ist der zu leistende Zuschuss in Wirklichkeit nur gering, wenn die im Tausch gegen andere Zeitschriften versandten Exemplare in den Absatz eingeschlossen gerechnet würden. Müsste die Zoolog. Station alle jene Zeitschriften kaufen, so würde so-

gar ein Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben für die »Mittheilungen etc.« erreicht sein.

Gründe, deren öffentliche Mittheilung zunächst noch hintanzuhalten ich mich verpflichtet habe, bewirkten leider, dass die geschäftlichen Beziehungen der Zoolog. Station zur Verlagshandlung W. Engelmann in Leipzig ihren Abschluss erreichten. Die Firma R. Friedländer & Sohn in Berlin hat bereitwilligst und unter nahezu eben so günstigen Bedingungen wie Dr. Engelmann den Commissionsverlag der Zoolog. Station übernommen.

Die Bibliothek der Zoolog. Station hat durch Geschenke und Zusendungen namhafte Vergrößerung erfahren. Regierungen (ich hebe die englische und norwegische hervor, welche uns die Berichte über die Challenger-Expedition, resp. die über die Erforschung der nordischen Meere schenkten), Akademien, Gesellschaften, Verleger und Autoren sehen mehr und mehr die Zoolog. Station als einen Centralstapelplatz der zoologischen Wissenschaft an, an dem die neu erscheinenden Werke und Schriften sofort ihren höchsten Gebrauchswerth erlangen, sei es, dass sie durch Referat im »Zoolog. Jahresbericht« sofort zur allgemeinen Kenntnis gelangen, sei es, dass die vielen alljährlich in der Zoolog. Station verkehrenden Gelehrten direct davon Kenntnis und Anregung zu eigenen weiteren Forschungen empfangen. Es besteht die Absicht, sobald die Mittel es erlauben, einen detaillirten Sach- und Autorenkatalog der Bibliothek der Zoolog. Station zu drucken; von der Veröffentlichung jährlicher Verzeichnisse ist Abstand genommen seit Einführung directer Empfangsbescheinigungskarten, die jedem Autor oder Verleger für die übersandten Schriften sofort nach Eingang derselben durch die Post zugehen. Möge es mir aber an dieser Stelle gestattet sein, im eigenen und im Namen aller davon Vortheil Ziehenden den gütigen Gebern meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Für Anschaffungen älterer Werke und auch derjenigen neuen, welche der Zoolog. Station nicht durch Schenkung oder Tausch zugehen, wendet dieselbe jährlich circa 2000 Mark auf.

Die Laboratorien der Station erfreuen sich in der ganzen wissenschaftlichen Welt eines so guten Rufes, dass es überflüssig erscheinen dürfte, zu versichern, wie Alles geschieht, ihre Ausrüstung fortgesetzt auf dem Laufenden zu halten. Es würde Seiten in Anspruch nehmen, darüber im Einzelnen Bericht zu erstatten; ist es doch bekannt, dass zahlreiche Vervollkommnungen der technischen Einrichtungen und Proceduren in unserer Wissenschaft von der Zoolog. Station ausgegangen sind und noch fortdauernd ausgehen, die eine Verbreitung über

die ganze Erde gefunden haben, wo nur wirkliche wissenschaftlich zoologische Arbeit geleistet wird. Ich nehme daher von einer weiteren Darstellung an dieser Stelle Abstand.

Ein Gleiches lässt sich von dem maschinellen Theil des Gesammtbetriebes und besonders von dem Aquarium sagen. Kaum irgend wo auf der Erde wird eine Zoolog. Station oder ein Aquarium errichtet und gebaut, ohne dass in erster Linie in Neapel um Rath und Hilfe angefragt wird. Und so erstreckt sich die organisirende Kraft der Zoolog. Station weit über ihre eigenen vier Mauern hinaus über ganz Europa bis nach Amerika, Asien und Australien.

Ein sehr wichtiges Gebiet, auf dem die Zoolog. Station ununterbrochen bemüht ist, erhöhte Leistungen zu bieten, ist die Fischerei, die Beschaffung immer gesteigerter Mengen frischen, lebenden Untersuchungsmaterials. Wer die Listen der Namen von Naturforschern durchsieht, die alljährlich die Station aufsuchen, wer weiter die Verzeichnisse der in alle Weltgegenden gerichteten Sendungen conservirter Seethiere mustert, der wird eine Antwort auf die Frage gewärtigen, wie die Massen verschiedener Thiere täglich beschafft werden können, welche in dieser Weise vom wissenschaftlichen Markt verschlungen werden.

Es hat denn auch vielleicht auf keinem Gebiet der Stationsthätigkeit eine so rastlose und erfolgreiche Arbeit stattgefunden, wie auf dem der Fischerei. Zunächst ist das Schiffsmaterial durch Anschaffung eines zweiten kleineren Dampfschiffes, der offenen Dampfbarkasse »Frank Balfour«, vergrößert worden. Dieser Ankauf geschah sehr vortheilhaft, da das kleine Boot noch ziemlich neu war und von seinem bisherigen Besitzer unter der Hälfte des ursprünglichen Preises verkauft ward. Durch die von Herrn v. Peterssen vorgenommene zweckmäßigere Einrichtung des maschinellen Theiles, Erneuerung des Kessels, Hinzufügung eines Condensators ist das Schiffchen in den Stand gesetzt worden, Fahrten von 10—12 Stunden zu machen, läuft 7—8 Knoten und ist so leicht, dass es selbst bei bewegter See seinen Weg durch oder vielmehr über die Wellen weg findet. Es wird hauptsächlich dazu benutzt, die Verbindung mit den nächst gelegenen Fangplätzen, Nisità, Cap Misene, den Golf von Bajae, den Hafen, Torre del Greco etc., zu vermitteln, schleppt ferner die anderen Boote nach den verschiedenen Seccen (Secca di Benta Palummo, Secca delle Gajola etc.) und erspart auf diese Weise sehr viel Zeit. Dann wird es auch sehr häufig zur Oberflächenfischerei benutzt, da es einen niedrigen Bord hat, und hilft

in allen Fällen, wo es darauf ankommt, sich des Meeres zu bequemerer Beförderung zu bedienen.

Der ältere Dampfer, der »Johannes Müller«, hat im verflossenen Jahre gleichfalls unter Leitung des Herrn v. Peterssen einen gründlichen Umbau erfahren. Sein bisheriger Stahlrumpf hatte in den sieben Jahren ununterbrochener Thätigkeit durch Rost so stark gelitten, dass seine Erneuerung nicht länger aufgeschoben werden durfte. Eben so dringend war die Ersetzung des alten Kessels. Die Herbeischaffung der hierfür erforderlichen Mittel übernahm auf meine Bitte der bereits oben genannte »Verein zur Unterstützung der Zoolog. Station zu Neapel«. Es sind für den nahezu vollkommenen Umbau des »Johannes Müller« circa 20 000 fr. verausgabt worden, eine Summe, die zum größten Theile als Vorschuss auf die damals im Beginn stehende Nationalsubscription von Herrn Geh.-Rath v. Bleichröder in Berlin hergegeben ward, dem ich an dieser Stelle noch einmal in meinem und der ganzen Wissenschaft Namen für diesen Act großer Freigebigkeit meinen verbindlichsten Dank sage. Der »Johannes Müller« ist jetzt, statt aus Stahl oder Eisen, vielmehr aus Teakholz gebaut worden, ist um 1 m in der Wasserlinie und um 2 m auf Deck länger geworden, und zufolge eines neuen, vom »Vulcan« in Stettin zu sehr mäßigem Preise gelieferten Kessels jetzt im Stande, bei dem gleichen Kohlenconsum statt 8—9, sogar 11 Knoten in der Stunde zu machen. Auch trägt er statt einer am Stern aufgehängten Jolle zwei an den Seiten befindliche, wodurch gleichfalls wesentliche Vortheile gesichert sind. Das ganze Schiff kann auf weitere 7—8 Jahre für alle Aufgaben, die ihm bisher zufielen, Verwendung finden, ohne wesentlicher weiterer Reparaturen bedürftig zu werden.

Der alte Rumpf ist zu einem 15—20 Tonnen fassenden Kohlenmagazin mit geringen, in jene 20 000 fr. einbegriffenen Kosten umgeschaffen worden und liegt neben den übrigen Fahrzeugen der Station im neuen Hafen San Russo an der Mergellina verankert. Die Gesammtzahl dieser Fahrzeuge, klein und groß, beträgt gegenwärtig zehn.

Außer der sehr verschiedenartigen Thätigkeit dieser kleinen Flottille hat aber die Station stets wachsende und sehr vortheilhafte Beziehungen zu den Fischern des Golfes gepflegt, und es vergeht kaum ein Tag, wo nicht mehrere derselben erscheinen und die für uns brauchbaren Resultate ihrer Fischerei bringen. Wie in anderen, größeren und schwierigeren Situationen ist es auch hier die »Kunst des Umganges mit Menschen«, welche so günstige Resultate gefördert hat, und das Verdienst, diese Kunst so hoch ausgebildet zu haben, gebührt neben einigen Anderen vorzüglich dem Conservator Salvatore lo Bianco.

Der neapolitanische Fischer nicht minder, als der deutsche oder englische hat seine eigenen Traditionen, seinen besonderen Point d'honneur und vor Allem seinen Eigensinn, und auf diese drei Factoren muss in geschickter Weise Rücksicht genommen werden, will man ihn zur Mitarbeit heranziehen. Es könnte ein novellistisches Genrebild werden, wollte ich mich darauf einlassen, den Verkehr mit dieser eigenartigen Classe von Menschen darzustellen — indess reicht dazu im gegenwärtigen Moment weder Zeit noch Raum aus. Genüge es hier zu betonen, dass wir im reichsten Maße die Hilfe der zahlreichen Fischer des Golfes gesichert haben. —

Es ist aber nun Zeit, von einer eben so neuen wie wichtigen Wendung zu sprechen, welche gegen Schluss des Jahres 1881 begann und seitdem beträchtliche Fortschritte gemacht hat — und das führt mich zurück zu dem auf p. 107 erwähnten Gespräch mit dem italienischen Marineminister im Jahre 1878.

Ich hatte damals vorgeschlagen, statt einen jungen Naturforscher an Bord einer die Erde umfahrenden Fregatte einzuschiffen, lieber einen jungen Marineofficier in die Zoolog. Station zu commandiren, um ihm in etwa viermonatlicher Ausbildung die erforderliche Ausbildung im Sammeln und Conserviren der Seethiere zu geben. Durch einen Wechsel in der Leitung des Ministeriums gerieth dieser im Princip genehmigte Vorschlag in Vergessenheit, erst im Jahre 1881 gelang es mir, demselben zur Ausführung zu verhelfen.

Am 27. December 1881 präsentirte sich mir ein junger Marineleutenant, Sig. Gaetano Chierchia, ein geborener Neapolitaner, mit den Worten: »Ich bin vom Ministerium commandirt worden, die nächsten vier Monate unter Ihrer Leitung in der Zoolog. Station das Sammeln und Conserviren der Seethiere zu erlernen. Hiermit stelle ich mich vor und bitte, sofort meine Arbeit beginnen zu dürfen.« Diese eben so anspruchslos wie energisch geäußerten Worte sind mir um so fester in der Erinnerung geblieben, als sie nicht nur den Beginn einer nach vielen Richtungen erfolgreichen Episode in der Thätigkeit der Zoolog. Station bedeuteten, sondern auch einen intimeren Zusammenhang mit den Officieren der italienischen Flotte anbahnte, auf den ich hoffte von dem Tage an, da ich den Plan einer zukünftigen schwimmenden Zoolog. Station fasste.

Mit derselben Energie und derselben liebenswürdigen Anspruchslosigkeit, welche das erste Auftreten des Herrn Chierchia charakterisirten, hat derselbe während vier Monaten seinen Studien unter der speciellen Leitung des Conservators Salvatore lo Bianco obgelegen

und alle Beamten und Forscher der Zoolog. Station durch die rapiden Fortschritte überrascht, die er auf dem ihm gänzlich neuen und fremden Gebiet machte. Und als der Augenblick kam, wo er sich auf der Kriegscorvette »Vettor Pisani«, die dazu eigens nach Neapel kam, sein kleines Laboratorium einrichtete, und alle Fangutensilien, Chemikalien, Alkohol, Gläser etc. eingeschifft waren, da gaben wir ihm wie einem lieben Freunde das Geleite und sahen einem Resultate entgegen, das einen neuen Abschnitt in der Pflege unserer Wissenschaft bedeuten sollte.

Unsere Erwartungen sind nicht nur nicht getäuscht, sondern weit übertroffen worden. Schon nach fünf Monaten langte die erste Sendung bei uns an, bestehend aus den Resultaten von Oberflächenfischerei, Grundnetz- und Küsten-Arbeit zwischen Gibraltar, Brasilien und Montevideo. Alles Gesammelte war ausgezeichnet conservirt, auf das sorgfältigste etiquettirt und verpackt und von einem ausführlichen Bericht über Ort und Umstände des Fanges begleitet. Ich stehe keinen Augenblick an zu behaupten, dass niemals zuvor eine so werthvolle Sammlung oceanischer Meeresthiere nach Europa gelangt ist.

Nach weiteren vier Monaten kam eine zweite Sendung, noch umfangreicher, als die erste und zusammengebracht auf der Fahrt von Montevideo um das Cap Horn herum durch den Archipel der patagonischen Inseln — ein Weg, den der liebenswürdige Commandant der Corvette, Capitän Palumbo, auf meinen besonderen Wunsch eingeschlagen hatte — entlang die chilenische Küste bis herauf nach Peru. Auch diese Sammlung enthielt die interessantesten Funde, vor Allem aber zahllose Gläschen gefüllt mit den Ergebnissen der pelagischen Fischerei.

Und so sind noch zwei weitere Sendungen von der peruanischen Küste, von den Galapagos-Inseln, von der Küste von Panama, ja auch werthvolle Sachen aus peruanischen Teichen und Flüssen in unsere Hände gelangt, unter Anderem auch zwei vollständige Serien von Embryonen und Larven eines peruanischen Frosches und einer Kröte, die Leutenant Chierchia zur Förderung meiner Untersuchungen über die Urgeschichte des Wirbelthierkörpers auf das mühseligste bis zu 2 cm langen Larven gezüchtet und vortrefflich conservirt hat, wobei ihm der in der Zoolog. Station erzogene und als Matrose auf dem »Vettor Pisani« eingeschiffte Dionigi Franzese an die Hand gegangen ist.

Der »Vettor Pisani« hat seine Fahrt von Peru durch Oceanien nach den Philippinen und China fortgesetzt, und wir dürfen bald auf eine neue Sendung hoffen — in der That eine glänzende Rechtfertigung meiner Ansicht, dass die Zoologie eine größere Förderung ihrer Ziele

durch gut ausgebildete Marineofficiere, als durch die Mitnahme einzelner junger Naturforscher erreichen dürfte.

Das so geschaffene Präcedens hat denn auch mehrfache Nachfolge gehabt. Bereits sind drei andere italienische Marineofficiere von der Zoolog. Station in ähnlicher Weise ausgebildet worden, die Leutenants Cercone, Orsini und Colombo. Der Erstere machte eine leider nur allzu kurze und noch dazu von schweren Stürmen beeinträchtigte Fahrt nach Westindien; die Resultate seines Sammelns befinden sich in der Station. Leutenant Orsini stationirt gegenwärtig in der italienischen Colonie Assab am Eingange des Rothen Meeres und hat von dort eine sehr werthvolle und trefflich conservirte Sammlung geschickt; Leutenant Colombo, der von allen die umfangreichsten Studien gemacht hat, wozu ihm seitens des Herrn Marineministers mehrfach Gelegenheit geboten ward, hat an Bord des hydrographischen Schiffes der italienischen Marine unter dem Commando des als Gelehrten und Officiers gleich hervorragenden Linienschiffs-Capitäns Magnaghi vorzügliche Sammlungen im Mittelmeere selbst bewerkstelligt und ist gegenwärtig wieder in die Zoolog. Station commandirt worden, um noch weitere Ausbildung auf diesem Gebiete zu erlangen.

Es lag von Anfang an in meiner Absicht, auch andere Marinen aufzufordern, diesen Weg zu beschreiten, und so stellte ich im Herbste 1882 den Antrag bei der deutschen Marineverwaltung, einen Officier oder Marinearzt nach Neapel zu schicken, um ihm die gleiche Ausbildung zu gewähren. Der damalige Chef der Admiralität, Herr v. Stosch, ging auf meine Vorschläge ein, und sandte den Marinearzt Dr. Sander auf vier Monate nach Neapel. Im Herbst des folgenden Jahres schiffte sich Dr. Sander an Bord der Fregatte »Prinz Adalbert« nach Ostasien ein, und es steht zu hoffen, dass bei der bevorstehenden Rückkunft der Fregatte werthvolle Resultate dieser Expedition sich ergeben werden.

Ein vorläufiges Gespräch, das ich im Sommer vergangenen Jahres in Petersburg mit dem Generalstabschef der russischen Marine, Admiral Tchichatchoff hatte, lässt der Hoffnung Raum, dass auch Russland diesen Weg betreten wird, und so dürfte im Laufe der nächsten Jahre wohl einer weiteren Ausdehnung dieser Verbindung der verschiedenen Kriegsmarinen mit der Zoolog. Station entgegengesehen werden, wovon die Wissenschaft im Allgemeinen und die Forscher der einzelnen Länder, denen die seitens der Kriegsschiffe herbeizuschaffenden Schätze zur Bearbeitung zufallen, den größten Vortheil haben dürften. —

Nach Darlegung dieser dreijährigen Leistungen der Zoolog. Station möchte ich noch an dieser Stelle ein paar Worte über den geschäftlichen

Gang und die geschäftliche Lage des Institutes sagen, die mir durch gelegentliche Äußerungen und Urtheile ferner Stehender eingegeben werden, denen ich hier und da begegnet bin.

Zunächst liegt mir daran, zu betonen, dass, so sehr auch die unumschränkte Verfügung über die Gesammtmittel der Anstalt mir selbst zusteht, doch eine vollkommene Controlle über die Verwendung besteht. Nicht nur ist der deutsche Generalconsul in Neapel, Herr Otto Beer, seitens des Deutschen Reiches beauftragt, eine Prüfung der Monatsabschlüsse vorzunehmen, sondern alljährlich, oft auch in kleineren Intervallen, kommt Se. Excellenz der deutsche Botschafter, Herr v. Keudell, nach Neapel, um eine Inspection der Verwaltung vorzunehmen, darüber nach Berlin an das Auswärtige Amt zu berichten und meinen eigenen, detaillirten Geschäftsbericht einzureichen. Diese Berichte gehen vom Auswärtigen Amte dem preußischen Unterrichtsministerium zu und werden dort sachlich geprüft. Wenn ich dieser Mittheilung die Worte folgen lasse, welche Se. Excellenz der Herr Unterrichtsminister Dr. von Gossler in der bereits oben erwähnten, am 26. Juni 1884 in einem Saale des deutschen Reichstages gehaltenen Versammlung sprach, so thue ich es wahrlich nicht, um mich mit der von dem Herrn Minister ausgesprochenen Anerkennung zu brüsten, sondern um das Urtheil der höchsten Autorität des preußischen Unterrichtswesens zu citiren, deren Competenz zur Beurtheilung einschlägiger Verwaltungen gewiss nicht in Frage gestellt werden dürfte, die mich also auch zu decken im Stande sein wird gegen Bemängelungen von Seiten aller Derjenigen, welche in meiner anscheinend unumschränkten Verfügung über die Mittel der Zoolog. Station einen Grund des Missfallens finden.

Die Worte des Herrn Ministers lauteten nach stenographischer, von ihm selbst durchgesehener Aufzeichnung folgendermaßen:

»Es kann nicht in meiner Absicht liegen, das Zeugnis für die Be»deutung in wissenschaftlicher Beziehung, auf welche das Zoolog. In»stitut in Neapel Anspruch macht, zu vermehren, es würde mir nicht »zustehen, nachdem die bedeutendsten Vertreter der Anatomie und »Physiologie, die wir hier unter uns zählen, Wort und Zeugnis abge»geben haben. Ich kann aber aus meiner Verwaltung bekunden, dass »in den weitesten Kreisen der forschenden Wissenschaften kaum ein »Institut existirt, das von einer großen Zahl unserer Forscher so sehr »als Wiege ihrer ganzen wissenschaftlichen Thätigkeit aufgefasst wird, »als gerade die Zoolog. Station in Neapel. Ich habe eine Übersicht »hiervon, welche leider nur bis zum Jahre 1878 reicht, aber obwohl in »diesem Jahre das Institut noch in seiner Entwicklung begriffen war,

»so waren doch von 1873—1878 bereits 98 Forscher in der Anstalt »vereinigt gewesen, und unter ihnen begegnen wir Namen, die heute »den Stolz der Nationen und Staaten bilden, denen sie angehören.

»Es giebt kaum einen jüngeren Anatomen, Physiologen und Bota»niker, der nicht längere oder kürzere Zeit dort thätig gewirkt hat, und »keinen, der nicht mit Dank an die Arbeitsrichtung zurückdenkt, die er »dort empfing.

»Es ist bei der Fülle von Gesichtspunkten, die bei dem ganzen »Unternehmen in Frage kommen, noch wenig daran gedacht, wie eigent»lich das ganze Institut sich finanziell entfaltet hat und auf welcher »Grundlage es besteht. Herr Professor Dohrn hat mit einer Bescheiden»heit, die nur derjenige würdigen kann, der im Besitze des geeigneten »Actenmaterials ist, über seine enormen persönlichen Opfer geschwiegen. »Er hat ein ganz erhebliches Vermögen diesem Unternehmen geopfert »und figurirt heute nur als bescheidener zinstragender Gläubiger, der »es sich leider gefallen lassen muss, dass, wenn ein Deficit eintritt, er »am wenigsten von allen Gläubigern Befriedigung findet. Diese Kennt»nis verdanke ich nicht etwa seinen Äußerungen, sondern einfach den »Resultaten der Aufsichtsführung, welche das Deutsche Reich über die »Verwendung des Zuschusses hat eintreten lassen, und ich bin es schul»dig, zu bekunden, dass es in der That die reinsten wissenschaftlichen, »mit den größten persönlichen Anstrengungen verbundenen Opfer ge»wesen sind, welche Herrn Dohrn in diese Lage gebracht haben.

»Ich könnte nun noch zahlreiche Gesichtspunkte anführen, um die »Bedeutung des Instituts in ein klares Licht zu stellen. Ich muss mich »aber beschränken, darf indess daran erinnern, dass eine große Zahl »einheimischer Institute einen wichtigen Theil ihrer Lebenskraft von »Neapel empfangen, indem von dort alle diejenigen Pflanzen und Thiere »hierher geschafft werden, welche unsere Forscher gebrauchen, und das »würde ja in Zukunft, wie wir hoffen dürfen, bei Vergrößerung der Ex»plorationsmittel noch eine Erweiterung erfahren.

»Mehr als Alles das bewegt mich aber der nationale Gedanke, von »dem das Unternehmen getragen ist. Die Deutschen sind es gewohnt, »dass ihre Regierungen, und hier handelt es sich um alle Regierungen, »welche Universitäten haben und an der Fortbildung jugendlicher For»scher arbeiten, sich die Hand reichen, die Mittel zur Unterhaltung »wissenschaftlicher Institute zu gewähren. Wir sind immer gewohnt »gewesen, die Impulse von den Regierungen zu erwarten und ihnen die »Finanzirung von wissenschaftlichen Unternehmungen aufzubürden, und »ich kann wohl sagen: Gott sei Dank, hat es keine Zeit gegeben, wo

»die Regierungen nicht Verständnis für ihre Aufgabe gehabt hätten. »Aber es ist bei solchen Unternehmungen wirklich Zeit, dass man ein- »mal aus diesen Bahnen heraustritt und sich klar macht: wie steht die »gebildete deutsche Welt solchen Aufgaben der Wissenschaft gegenüber, »wie stehen diejenigen Männer dazu, die nicht bloß für die tägliche Noth- »durft zu sorgen haben, sondern durch ihr Verdienst oder das ihrer Vor- »fahren in die Lage versetzt sind, Opfer zu bringen? Wenn man an die »letzten zehn Jahre zurückdenkt, kann man sich wohl der Hoffnung hin- »geben, dass auch der Appell, der, wie ich hoffe, aus unserer Mitte an »das deutsche Volk ergehen wird, nicht ungehört an den Ohren unserer »Mitbürger vorübergehen wird.«

Diesen seitens des Herrn Ministers gesprochenen Worten fügte dann der damalige Reichstagsabgeordnete Commerzienrath Schlutow das Nachfolgende hinzu, das in mehr als einer Beziehung werth ist, hier reproducirt zu werden. Der Zeitungsbericht jener Versammlung lautet mit Bezug auf diese Rede folgendermaßen:

Reichstagsabgeordneter Schlutow ergriff das Wort, um nach ausführlichen wissenschaftlichen Darlegungen einige ihm sich aufdrängende Gesichtspunkte rein geschäftlicher Art zur Sprache zu bringen. Er habe das Gefühl, dass der Zoolog. Station eben so wirksam, wie durch die Beschaffung eines größeren Dampfschiffes, für welches der »Vulkan« in Stettin, an den Dohrn sich bereits gewandt habe, sich jede Mühe geben werde, auch durch Fundirung ihrer geschäftlichen Verwaltung zu helfen sei. Er habe Einsicht von der Verwaltung des Instituts genommen und müsse als Geschäftsmann sagen, dass ihn das Fehlen eines Reservefonds und eines Pensionsfonds, aus welchem denjenigen Beamten, die ihre Lebenskräfte dem Institut widmeten, eventuell eine mäßige Altersversorgung gezahlt werden könnte, mit Bedenken erfülle. Gerade gegenwärtig sei doch nicht ausgeschlossen, dass z. B. eine neue Cholera-Epidemie alles Reisen in Europa beeinflusse: und sollte Neapel von derselben erfasst werden, so würde die Zoolog. Station sofort den Ausfall der Aquariumseinnahme zu beklagen haben. Wodurch solle dieser temporäre Ausfall der Einnahmen gedeckt werden? Das Institut habe, wie wir eben gehört haben, bereits 37 Beamte, darunter mehrere junge Gelehrte, welche dauernd demselben ihre besten Kräfte zu widmen bereit seien: welchen Anspruch an Pension, an Alters- und Unfallversicherung besäßen diese Männer? Wäre es nicht angezeigt, von den Summen, die event. zusammenkämen, einen gewissen Betrag als Grundlage eines allmählich anwachsenden Pensions- und Reservefonds zu verwenden? Er seinerseits würde darin eine bedeutende Sicherung des

ganzen Unternehmens sehen, dessen finanzielle Grundlage nur durch die Opferwilligkeit seines Freundes Dohrn gelegt sei, aber nicht für immer auf diesem Fundamente dauern könnte. Er halte darum die Bildung eines Ausschusses dieser Versammlung für geboten, welcher sich eingehender mit diesen Fragen beschäftigen und Mittel und Wege angeben möge, wie am zweckentsprechendsten vorgegangen werden könne. Als Vorsitzenden dieses Ausschusses bringe er Herrn Staatsminister Dr. v. Gossler in Vorschlag, der ja eben so warm und so überzeugend von der Bedeutung der Zoolog. Station gesprochen habe; auch hoffe er, sein vor ihm sitzender Freund, der Präsident der Seehandlung, Rötger, werde seine einflussreiche Mitwirkung nicht verweigern.

Leider hat Herr Commerzienrath Schlutow nur zu berechtigten Befürchtungen Ausdruck geliehen. Die Cholera hat, wie allgemein bekannt ist, in Neapel große Verheerung angerichtet; ist auch die Zoolog. Station nicht von einem Todesfall betroffen worden, so hat sie doch schweren Schaden durch die starken Einnahme-Ausfälle des Aquariums gehabt und vermehrten Ausgaben zur Linderung des Nothstandes der Subalternbeamten sich unterziehen müssen. Der Gesammtverlust beziffert sich im Jahre 1884 auf 7000 fr. Leider ist auch für das laufende Jahr auf starke Einnahme-Ausfälle zu rechnen, so dass die Bemerkung des Herrn Schlutow, der die Nothwendigkeit eines Reservefonds betonte, durch die Thatsachen eine nur allzu beredte Bestätigung erhielt.

Von fast noch höherer Bedeutung ist aber, was derselbe Redner von der Nothwendigkeit sagte, für diejenigen Beamten, welche dauernd der Zoolog. Station anzugehören beabsichtigen und in dem Dienste der Anstalt ihre besten Kräfte aufwenden, eine Pensions- und Unfallscasse zu gründen. Die Zoolog. Station ist und bleibt ein Privatunternehmen, keiner ihrer Beamten hat irgend welchen Anspruch an staatliche Pension. Je größer aber die Verwaltung wird, um so wichtiger ist es für die Station, einen festen Stamm von Beamten zu besitzen, der mit den einschlägigen localen und Verwaltungsverhältnissen vertraut ist, um den sich ein größerem Wechsel unterworfener Kreis von Hilfsarbeitern bildet, die nur auf einige Jahre zu bestimmten Leistungen in den Verband der Station treten und dadurch Förderung ihrer anderweiten Carrière erlangen. Sowohl in der Normirung der Gehälter, wie auch in den Ansprüchen an Pension muss zwischen diesen beiden Kategorien ein beträchtlicher Unterschied festgehalten werden. Die Norm des Aufsteigens in der Gehaltquote ist bereits festgestellt, aber zur Anbahnung eines Pensionsfonds hat es bisher an den erforderlichen Mitteln gefehlt. Ich kann an dieser Stelle nur den Wunsch meines Freundes Schlutow

wiederholen, dass die Zoolog. Station bald in die Lage versetzt werden möchte, auch in dieser Richtung ihre Verwaltung zu sichern, und zugleich die erfreuliche Mittheilung machen, dass im Hinblick auf die gesteigerten Bedürfnisse wie auch auf die gesteigerten Leistungen die Mehrzahl der Regierungen und Corporationen, welche mit der Zoolog. Station in Vertragsverhältnis stehen, der Erhöhung des Miethsbetrages von 2000 fr. auf 2500 fr. beigestimmt und dass auch seitens Preußens und Italiens die Zahl der gemietheten Tische um je einen erhöht wurde. Ohne den Ausfall der Aquariumseinnahmen und ohne die noch sonst auf dem Institute stehenden Lasten wäre vielleicht jetzt schon eine jährliche Quote zur Bildung von Reserve- und Pensionsfonds disponibel geworden — um so größer ist aber die Hoffnung, dass auf anderem Wege hier eingegriffen werden möchte.

Im Personalbestande der Anstalt haben folgende Veränderungen stattgefunden.

Dr. Wilhelm Giesbrecht aus Danzig trat als Assistent in dieselbe im Mai 1882 ein; er übernahm die Aufsicht über die Sammlung, einen Theil der Redactionsgeschäfte des Jahresberichts und die Ausarbeitung einer Monographie der pelagischen Copepoden für die »Fauna und Flora« etc. Seine wichtigen Dienste für die Verbesserung der mikroskopischen Technik sind allgemein bekannt: die »Giesbrecht'sche Methode« der Fixirung von Schnitten auf dem Objectträger hat rasch die Runde durch die wissenschaftliche Welt gemacht.

Dr. Karl Brandt aus Berlin gehört der Station seit August 1882 an. Er übernahm die Bibliotheksverwaltung und bearbeitete die coloniebildenden Radiolarien für die »Fauna und Flora«.

Dr. Angelo Andres aus Tirano in Oberitalien, der schon seit Jahren für die »Fauna und Flora« die Actinien monographirte, übernahm im November 1882 die Verwaltung des Aquariums, verließ aber die Zoolog. Station im December 1883 in Folge eines Rufes als Professor an die Scuola superiore di Agricoltura in Mailand.

Dr. G. C. J. Vosmaer aus dem Haag hat die Ordnung und Bearbeitung der Spongien und die Regelung des allmählich zu beträchtlichen Dimensionen herangewachsenen Verkehrs der Zoolog. Station mit Autoren und Lithographen, so weit die Ausführung der Tafeln betroffen wird, übernommen. Er trat im October 1882 in den Verband der Station ein.

Herr Cand. Eduard Meyer aus St. Petersburg übernahm im Juni 1883 die Ausarbeitung einer Annelidengruppe, der Amphicteniden, für die »Fauna und Flora«; seit Mitte 1884 hat er mir Beihilfe zur Anfertigung der Tafeln meiner eigenen, immer umfangreicher werdenden

wissenschaftlichen Arbeiten geleistet, wodurch ich in den Stand gesetzt ward, ohne Vernachlässigung meiner wissenschaftlichen Arbeiten, mehrmonatliche Reisen behufs Förderung der Stations-Interessen zu machen.

Dr. P. Schiemenz aus Halle ist im September als Hilfsarbeiter in den Verband der Station getreten, theils zur Vertretung des beurlaubten Dr. Brandt, theils zur Mithilfe bei der Verwaltung der wissenschaftlichen Sammlungen.

Im November 1883 gewann die Station und vor Allem ich persönlich in Herrn Herm. Linden aus Iserlohn eine Assistenz in der allgemeinen geschäftlichen Verwaltung, der Führung der stark anschwellenden Correspondenz und des Stationsarchives.

Die Veränderungen im unteren Personale der Anstalt einzeln hier anzuführen, halte ich nicht für erforderlich, genüge es zu sagen, dass eine sehr tüchtige Kraft für die Führung der Maschine des »Frank Balfour« in dem Maschinisten Luigi di Gennaro gewonnen wurde.

Und nun bleibt mir noch übrig den Heimgang des an Lebens- wie an Dienstjahren ältesten Beamten der Zoolog. Station hier mitzutheilen.

Die allen Forschern, welche die Station in den ersten 10 Jahren ihrer Thätigkeit besucht haben, wohlbekannte Frau Sophie v. Boutkewitsch starb am 22. November 1882 an einer Lungenentzündung. Es ist mir ein persönliches Bedürfnis dieser liebenswürdigen, lebensklugen, geistreichen und durch das Leben schwer geprüften Frau einige Worte des Nachrufes an dieser Stelle zu widmen, und wenn dieser Nachruf zugleich die Gestalt eines Rückblickes auf die schwersten Zeiten der Zoolog. Station erlangt, so liegt das an dem Umstande, dass Frau von Boutkewitsch an denselben lebhaften persönlichen Antheil nahm und diesem Antheil noch auf dem Todtenbette einen treuen Ausdruck gab.

Die Zoolog. Station hat ein berühmtes Analogon für ihre erste Entstehung. Die Sage lässt Rom aus dem Zusammenströmen von Männern hervorgehen, die sich mit der menschlichen Gesellschaft in Widerspruch gesetzt und in die Zwangslage gebracht hatten, Alles auf eine Karte setzen zu müssen. So ging es auch der Zoolog. Station. Von ihrem Gründer angefangen, der sich mit seinen 30 Jahren als Mensch und Forscher gleich problematisch vorkam, bis herab zum Aquariumswärter und Laboratoriumsdiener, waren es lauter mehr oder weniger schiffbrüchige Existenzen, welche sich in Neapel zusammenfanden, um, me duce, auf dem denkbar phantastischesten Wege entweder ein neues Leben zu beginnen oder ein altes in Ruhe zu Ende zu führen. Ich glaube, auch mein treuer Freund und Genosse, Dr. Eisig, wird es mir nicht verübeln, wenn ich ihn in diesen Kreis von Schiffbrüchigen rechne.

denn auch er war mit seinem anfänglichen Berufe zerfallen in die wissenschaftliche Laufbahn übergetreten, musste aber die Erfahrung machen, dass sie leichter ideale als materielle Bedürfnisse befriedige. Und Frau v. Boutkewitsch hatte sich gänzlich mit den idealen sowohl wie materiellen Factoren des Lebens überworfen und nur den einen Wunsch, in menschenwürdiger Existenz und anständiger Gesellschaft ihr Leben in Ruhe und Frieden zu beschließen. Darum übernahm sie die Stellung als Cassirerin an der Pforte des Aquariums, so sehr auch ihre Erziehung und Lebensgewohnheiten mit einer solchen, wie man zu sagen pflegt, untergeordneten Stellung in Contrast stand. Wir Alle glichen in Etwas den Bremer Stadtmusikanten im Märchen, die im Einzelnen nichts mehr mit sich anzufangen wussten, aber eine unbestimmte Hoffnung hegten, in Gemeinschaft möchte die Sache doch wohl noch gehen. Ob das Concert, das wir in den ersten Jahren der Zoolog. Station zu Stande brachten, wesentlich harmonischer war, als das jener vier weggejagten Bestien, lässt sich vielleicht bezweifeln, — indess gab es neben manchen vernehmlichen Zeichen des Missfallens doch noch stärkere der Ermunterung und der Anerkennung, so dass, wie Figura zeigt, schließlich doch eine recht volltönende Symphonie von uns zur Darstellung gebracht werden konnte.

In jener problematischen Zeit nun, vom Jahre 1871 an, als ich definitiv mich in Neapel niederließ, habe ich Frau v. Boutkewitsch kennen und als eine tapfere, vor keiner schwierigen Lage zurückbebende Frau schätzen gelernt. Und die Probe dazu haben wir damals Beide reichlich zu bestehen gehabt. Heut mag es Vielen so erscheinen, als sei die Zoolog. Station, wie sie da als stattlicher Bau am Ufer des schönsten Golfes der Erde steht und ihre Verbindungen über die ganze civilisirte Welt erstreckt, ein selbstverständliches Ding, von dem man sich nur wundern müsse, dass es nicht schon fünfzig Jahre da sei. Damals war es anders, ganz anders, und wenn wir heute erleben, wie die neuesten Stationen von vorn herein mit öffentlicher Subscription beginnen können oder gar auf Actien geplant werden, so freue ich mich, dass der damalige Weg durch den Urwald jetzt schon zu einer wohlgepflegten Chaussée geworden ist, auf der man bequem mit Frau und Kind spazieren fahren und die schöne Aussicht genießen kann.

Frau v. Boutkewitsch hat aber die Freude gehabt, die schweren Stürme, welche die ersten Lebensjahre des jungen Institutes und aller an ihm Betheiligten heimsuchten, besseren Zeiten weichen zu sehen und hat persönlich an dieser gesicherteren Lage noch Antheil gehabt. Ihre größte und sehr begreifliche Sorge war, dass es ihr beschieden

sein möchte, ein hilfloses, einsames Alter zu erleben; um aber wenigstens materieller Noth aus dem Wege zu gehen, hatte sie ihr mühsam Erspartes und die kleine Pension, die sie als Wittwe eines russischen Obersten bezog, in meine Hände gelegt, damit ich ihr eine mäßige Leibrente jährlich garantiren könnte. Als sie nun gerade zu der Zeit, da ihre ermüdeten Augen anfingen, sie für ihr Amt untauglich zu machen, und da sie, mit ihrem eben so heiteren wie melancholischen Empfindungen zugänglichen Temperament, nur noch sich selber zu leben dachte, von der tödlichen Krankheit ergriffen ward, schrieb sie noch mit zitternder Hand ihren Namen unter das Document, welches ihr gehörende sechstausend Francs der Zoolog. Station überwies, wie es zufolge der zwischen ihr und mir getroffenen Vereinbarung schon hätte früher geschehen sollen. Es war ihr ein Bedürfnis, auf diese Weise ihre Dankbarkeit zu bezeugen »für die ruhigsten und friedlichsten zehn Jahre ihres Lebens«, die ihr durch die Zoolog. Station geworden waren. Mit mir werden Viele noch oft der heiteren Stunden gedenken, die uns in dem kleinen Cassenzimmer des Aquariums vereinigten, wo wir nach gethaner Arbeit bei sinkendem Tageslicht und einer Tasse Thee mit der lustigen alten Dame allerhand amüsante Gespräche führten, das Cassenzimmer als den einzigen »Salon« bezeichnend, den die Zoolog. Station besaß.

Und mit diesem Rückblick auf die ersten schweren Anfänge des ganzen Institutes und im Andenken an Diejenige, welche daran Theil genommen, schließe ich diesen Bericht. Möge der nächste von neuen Errungenschaften sichere Kunde zu bringen haben!

C 98
Oct. 3. 1885.

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

SECHSTER BAND.

II. HEFT.

MIT 11 TAFELN UND 1 ZINKOGRAPHIE.

BERLIN,
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1885.

Ausgegeben den 25. August 1885.

Bd. VI. Heft 1. mit 9 Tafeln erschien im März 1885 zum Preis von 14 Mark.

Inhalt.

Seite

Emery, C., Contribuzioni all' Ittiologia. (Con le tav. 9 e 10 ed una Zincogr.) 149

Bemmelen, J. F. van, Über vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. (Mit Taf. 11 u. 12.) 165

Entz, G., Zur näheren Kenntnis der Tintinnoden. (Mit Taf. 13 u. 14.) . . 185

Mayer, P., Die unpaaren Flossen der Selachier. (Mit Taf. 15—19.) . . . 217

Krukenberg, C. Fr. W., Über die chemische Beschaffenheit der sog. Hornfäden bei Mustelus und über die Zusammensetzung der keratinösen Hüllen um den Eiern von Scyllium stellare 286

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge.

Neue

zoologische Lagercataloge

von

R. Friedländer & Sohn in Berlin, NW., Carlstr. 11.

Abtheilung I. 2 (Nr. 362): **Miscellanea Zoologica. Faunae.**

Inhalt: Zoologia historica. — Miscellanea zoologica. — Zoologia geographica: Distributio geographica animalium. Itinera zoologica. Fauna arctica. Fauna Europaea. Fauna Asiatica. Fauna Novae Hollandiae et Oceaniae. Fauna Africae. Fauna Americae septentrionalis. Fauna Americae meridionalis.

62 Seiten, ca. 1800 Werke und Abhandlungen enthaltend.

Abtheilung XIII (Nr. 361): **Evertebrata.**

Inhalt: Vermes. — Echinodermata. — Coelenterata. — Spongiae. — Protozoa. Evertebrata, scripta miscellanea.

66 Seiten, ca. 2200 Werke und Abhandlungen enthaltend.

Verlag von **Friedrich Vieweg & Sohn** in **Braunschweig.**

(Zu beziehen durch jede Buchhandlung.)

Soeben erschien:

Lehrbuch

der

praktischen vergleichenden

Anatomie

von **Carl Vogt** und **Emil Yung.**

Mit zahlreichen Abbildungen. gr. 8. geh. **Erste und zweite Lieferung.**

Preis je 2 Mark.

Contribuzioni all' Ittiologia[1]

pel

Dott. Carlo Emery,
Professore nella R. Università di Bologna.

Con le tavole 9 e 10 ed una zincografia intercalata nel testo.

X. Peristethus cataphractus e Trigla hirundo.

Il *Peristethus cataphractus* è certamente uno dei pesci più strani che conti la fauna mediterranea; non meno singolari sono le sue forme larvali: ho avuto la buona fortuna di osservarne due esemplari appartenenti a diversi stadi di sviluppo.

Il più giovane di quei pesciolini è rappresentato di profilo a fig. 1; esso è lungo 11,5 mm e mostra già uno sviluppo notevole delle ossa cutanee del capo, armate di punte sporgenti ed acute, fra le quali quelle dell' occipitale esterno e la punta soprorbitale del frontale sono situate sopra due creste longitudinali pari del capo. Dietro la cresta del frontale, evvi una forte sporgenza (*sq*), che non si ritrova nello stadio più inoltrato, nè nell' adulto, e che credo corrisponda alla sporgenza dello squamoso delle *Scorpaena* e delle *Trigla*. Il preopercolo offre i suoi denti disposti in una doppia serie regolarmente arcuata; l'opercolo è privo di spina. I sottorbitali raggiungono l'apice del muso ed hanno ciascuno tre punte, lungo una cresta laterale. — Le pinne pettorali sono grandissime, disposte a ventaglio ai fianchi del pesce e munite di raggi ben distinti, di cui il 3° si prolunga in un filamento; le ventrali sono anch' esse bene sviluppate: così pure la codale; questa però è tuttavia continua con la dorsale e l'anale, le quali non hanno ancora acquistato tutti i loro raggi definitivi nella metà posteriore. — L'esistenza di una sporgenza che corrisponde all' osso squamoso e la disposizione più re-

[1] Per i numeri V—IX vedi queste »Mittheilungen« vol. 4° p. 403 e seg.

golare dei denti del preopercolo danno a questo pesciolino una certa rassomiglianza con una *Scorpaena*; perciò darò il nome di stadio Scorpenoide a questa fase larvale del *Peristethus*.

Molto diversa, per abito, dalla larva precedente è quella che vengo ora a descrivere. Essa è lunga 16 mm, dal muso all' apice della codale. Come si rileva dalle fig. 3—6, le sporgenze del capo hanno acquistato uno sviluppo enorme: le due punte dell' occipitale esterno sono molto più grandi delle altre e formano insieme, su ciascun lato del capo, un' alta cresta. Lo squamoso non ha più sporgenza sensibile. Il sottorbitale ha acquistato al disotto del dente apicale, che aveva già nello stadio precedente, un altro dente diretto in basso. Le punte del preopercolo, moltissimo ingrandite, non costituiscono più una serie regolare, ma sono dirette in vari sensi, in fuori ed in basso; descriverle minutamente mi pare cosa superflua, perchè, meglio di una lunga descrizione, varranno a chiarirne la disposizione le fig. 4, 5 e 6, in cui ciascuna punta è segnata con una lettera speciale che rimane la stessa sulle tre figure. La mandibola forma un angolo sporgente (fig. 4 e 6 *md*). — Le pinne pari e impari sono ora completamente sviluppate, con la formola:

D. 7 | 17; A. 19; C. 22; P. 15; V. 6,

formola che corrisponde a quella del *Peristethus* adulto ed esclude qualsiasi dubbio sulla identità specifica del pesce. Però i raggi delle pinne pettorali sono tutti uniti dalla membrana, e i raggi inferiori di queste pinne non accennano ancora a farsi indipendenti, come saranno nell' adulto. I raggi 2°, 3° e 4° sono più o meno prolungati in filamenti, e, fra questi, il 3° ha poco meno di quattro volte la lunghezza dello intero corpo. Il pigmento, quasi assente nella piccola larva, ha acquistato una certa diffusione, e troviamo colorati in bruno le meningi del cervello, il peritoneo, la cute che riveste la clavicola, una macchia alla base della coda e una alla base della pinna codale, un' altra fra i raggi pettorali 2° e 3° e una parte dei filamenti di queste pinne.

Con la descrizione di queste due larve, è lungi dall' essere esaurito lo studio delle forme larvali del *Peristethus*, perchè la lacuna che separa questa forma dall' adulto è tuttavia grandissima. Questa lacuna potrà essere in parte indirettamente colmata dalla conoscenza delle forme giovanili delle *Trigla*, in cui vedremo come le singole punte del preopercolo, che corrispondono a quelle delle larve di *Peristethus*, si spostano, e in parte si dileguano, durante lo sviluppo ulteriore dello scheletro cutaneo del capo. Sulla fig. 13 che rappresenta il capo del *Peristethus* adulto, ho segnato quelle parti che corrispondono alle singole sporgenze

ossee delle larve, adoperando le stesse lettere come nelle fig. 4—6. Nello stabilire queste omologie sono stato guidato dai risultati dello studio delle *Trigla* di cui passo ad occuparmi.

Le piccole *Trigla* che ho vedute mi parvero appartenere tutte ad una sola specie; ciò è manifesto almeno per gli esemplari più sviluppati. Nessuno era abbastanza giovane per essere equiparato alla larva scorpenoide di 11 mm del *Peristethus*. Io credo che anche le *Trigla* devono percorrere nel loro sviluppo uno stadio scorpenoide consimile; però questo, ed altri più giovani, sono sfuggiti finora alle mie ricerche. I più piccoli esemplari che abbia visti, lunghi 18 mm (fig. 7) hanno già, in quanto a sviluppo delle pinne pettorali, oltrepassato alquanto lo stadio del *Peristethus* rappresentato a fig. 3, benchè la disposizione delle punte preopercolari sia più regolare; essi hanno già interamente l'abito proprio del genere *Trigla*.

Non descriverò partitamente le singole forme, rinviando piuttosto il lettore alle figure: mi limiterò a delineare i mutamenti che subiscono, durante lo sviluppo, le spine del capo, le pinne pettorali e la colorazione del corpo.

La punta unica soprorbitale del frontale, che è appena sensibile nella fig. 7, diviene successivamente più sporgente nelle 9 e 10, per riabbassarsi, nella fig. 11. Nell' adulto, è quasi scomparsa (fig. 12); invece, la punta situata in avanti di questa, ancora nulla nella fig. 7, si fa sempre più forte e nell' adulto è doppia. Delle due punte dell' occipitale esterno, quella superiore *oe* diviene sempre meno sporgente, fino a formare nell' adulto un angolo molto ottuso; quella esterna *oe'*, pure adagiandosi sempre più parallela alla linea dorsale del corpo, rimane sempre staccata in forma di spina alla sua estremità posteriore. La sporgenza dello squamoso, che sparisce presto nel *Peristethus*, persiste invece nella *Trigla*, benchè divenga molto ottusa nell' adulto.

Nelle fig. 7 a 11, le punte del preopercolo hanno già una disposizione che lascia appena riconoscere lontani rapporti con la doppia serie ad arco che si vede nello stadio scorpenoide del *Peristethus*. Sembrami però evidente che le punte *a* e *b*, *c* e *e*, *d* e *f* corrispondono alle tre coppie superiori di punte della larva scorpenoide; un' altra punta situata ancora più in basso sembra essere il rappresentante della coppia inferiore, di cui le due punte sono fuse in una. — Durante lo sviluppo, la forma del capo si avvicina successivamente a quella che serberà allo stato adulto, poichè il suo contorno dorsale si fa più declive, e la sua faccia ventrale diviene continua col piano ventrale del corpo. Ad un tempo, l'altezza del preopercolo non cresce in proporzione dell' altezza

totale del capo; perciò le spine *a* e *b*, che si trovano quasi alla metà dell' altezza del capo nella fig. 7, si abbassano fino ad un terzo circa di quella stessa altezza negli esemplari di 60 mm, e ad un quarto nello adulto. Le punte *a* e *b* (delle quali l'ultima si fa gradatamente meno indipendente) formano insieme l'estremità posteriore della cresta orizzontale che separa la faccia superiore del capo dalla faccia inferiore. Questa cresta risulta composta di due elementi, cioè di una cresta orizzontale del sottorbitale e di un' altra cresta che unisce fra loro i denti *b* ed *e* del preopercolo; la cresta del sottorbitale s'innesta su quella del preopercolo quasi ad angolo retto negl' individui giovanissimi (fig. 7 e 8); però l'angolo d'incontro si fa successivamente più ottuso, a misura che l'animale si avvicina all' età adulta. — Le spine del preopercolo larvale non persistono tutte; le sole *a*, *b*, *d* si ritrovano nell' adulto, mentre, le altre divengono successivamente indistinte.

Il giovane ha, sull' osso nasale, una spina ben pronunziata che gradatamente sparisce, lasciando per residuo, nell' adulto, un sistema raggiato di leggeri rilievi, il cui centro corrisponde alla spina scomparsa. — Le spine dell' opercolo e della clavicola sono già accennate. anche nelle più giovani larve; lo stesso dicasi delle spinette che trovansi presso la base dei raggi dorsali. Le squame del corpo sono ben distinte, a partire dallo stadio rappresentato a fig. 9: quelle della linea laterale compariscono anche più presto.

In quanto alle pinne pettorali, nella fig. 7 i tre raggi inferiori sono ancora congiunti per mezzo di membrana col resto della pinna, però spiccano già per la loro robustezza un po' maggiore rispetto agli altri raggi. Negli esemplari di 20 mm (fig. 9) sono più lunghi del raggio immediatamente superiore, cui si trovano ancora uniti dalla membrana comune. Solo negli stadi susseguenti, quei tre raggi divengono man mano indipendenti come resteranno nell' adulto.

Nelle Trigle giovanissime (fig. 7), tutto il corpo e particolarmente il capo sono marezzati di macchie brune che lasciano libera soltanto una porzione della faccia inferiore del capo e due zone lungo il dorso ed il ventre della parte estrema della coda, per cui questa regione del corpo pare bianca, con una striscia laterale bruna; le pinne pettorali sono di colore bruno oscurissimo ed uniforme, che lascia solo un orlo bianco sottile. Le ventrali sono anch' esse brune, ma di tinta più chiara. La prima dorsale è bruna fra i primi raggi, più chiara indietro; le altre pinne impari sono trasparenti, senza ombra di pigmento. Negli stadi seguenti, la pigmentazione del corpo tende a concentrarsi nella metà dorsale, ove forma delle chiazze brune irregolari, che, accumulandosi

ed estendendosi di più in certi punti, accennano quattro fascie trasverse irregolari interrotte, di cui la seconda, più larga delle altre, trovasi in corrispondenza del limite fra le due dorsali (fig. 9). La metà ventrale del corpo è divenuta argentea, con poche macchie brune, e con una larga macchia fra le basi delle pettorali e le ventrali. Sul capo, una fascia trasversa bruna, irregolare discende dall' occhio all' angolo della mandibola e alla spina dell' opercolo (fig. 9, 10). Inoltre, la pigmentazione del capo continua a formare numerose macchie irregolari di varie dimensioni. — La colorazione delle pinne ha subito importanti mutamenti. Nella fig. 9, si vede già la 1ª dorsale sparsa di macchie nuvolose, di cui una più scura all' apice del 1° interradio. La 2ª dorsale offre alla base una striscia longitudinale bruna, e su ciascun raggio un punto (due sui primi) formanti una serie quasi orizzontale. Nella sua parte dorsale, la faccia anteriore (esterna) delle pinne pettorali non ha più una tinta uniforme, ma accenna alla formazione di macchie e fasce trasversali, mentre sulla faccia posteriore appariscono poche macchiette azzurre piccolissime.

Questi mutamenti sono un accenno delle disposizioni che si riscontrano negli esemplari di 60 mm (fig. 10). Qui la faccia anteriore delle pinne pettorali offre, nella sua metà dorsale, un colore grigio azzurrognolo, sparso di macchie nere che formano delle fasce trasverse irregolari; simili macchie esistono pure sulla metà ventrale, ove però spiccano meno, per la tinta molto scura del fondo. La faccia posteriore della medesima pinna ha un colore bruno, che diventa quasi nero nella sua parte ventrale; ivi, sopra un' area ovale, si trovano sparse numerose macchiette azzurre. La prima dorsale è pigmentata fino al 4° raggio e più fortemente nel 3° interradio e all' apice del 1°; il resto della pinna è appena leggermente nuvoloso, con orlo trasparente. La 2ª dorsale ha un orlo bruno basale, una fascia orizzontale e due serie di macchiette, l'una all' apice dei raggi, l'altra incompleta al disotto della fascia bruna. Sulla codale, si disegnano diverse fasce trasverse brune, alquanto irregolari. Questa forma è conosciuta sotto il nome di *T. poecilopteru* C. V. ed è stata già considerata come forma giovanile della *T. hirundo* dal Lütken e dal Giglioli. Le mie osservazioni confermano questo modo di vedere, per cui ritengo che tutta la serie di forme che ho qui descritta si riferisce alla evoluzione della *T. hirundo*.

La pigmentazione definitiva dell' adulto deriverà da quella che ho ora descritta, per un graduale sbiadirsi dei disegni tanto spiccati che adornano il giovane. In alcuni individui, questa metamorfosi sembra accennarsi molto presto, per cui appariscono più chiari di tinta e con

disegni meno marcati di quelli di altri esemplari della medesima grandezza.

Aggiungerò che queste descrizioni sono state fatte sopra esemplari alcoolici.

La serie complessiva delle forme giovanili qui descritte della *Trigla* e del *Peristethus* può valere a darci un concetto generale della metamorfosi di questi due generi, fra loro molto affini. — Le forme più giovani sono rappresentate dalle due larve di *Peristethus:* esse appartengono ad un periodo in cui il differenziamento speciale dei raggi pettorali inferiori non è ancora accennato. La forma del capo e la disposizione delle spine preopercolari nello esemplare più piccolo ricordano in qualche modo il genere *Scorpaena.* Nell' esemplare più grande le punte ossee del capo hanno acquistato una disposizione speciale che non saprei paragonare direttamente a quella di nessun' altro pesce a me conosciuto. È però evidente l'omologia di ciascuna di queste spine con quelle di una giovane *Trigla*, come si rileva dal confronto delle fig. 4 e 11. — Ora la forma del capo di questa *Trigla*, la più piccola che io abbia veduta, rassomiglia molto, pel contorno generale del capo, e pel numero e la disposizione delle spine occipitali, frontali, nasali e preopercolari al *Minous pictus* Gthr, figurato nel viaggio del Challenger Shore fishes, T. 18. fig. D.; il genere *Minous* è considerato generalmente come affine alle Scorpene, ma si avvicina alle Trigle per avere un raggio pettorale inferiore libero. — Tutta la serie delle giovani *Trigla* descritte sopra forma in certo modo la continuazione della serie rappresentata dai due piccoli *Peristethus*. Questa serie di Trigle incomincia con quello stadio in cui i raggi pettorali inferiori accennano a differenziarsi dal resto della pinna, cioè con uno stadio in cui si prepara il passaggio dalla vita pelagica alla vita littorale. Le forme rappresentate a fig. 7 e 8 sono ancora pelagiche; le 9 e 10 sono state pescate sul fondo.

Nello sviluppo del *Peristethus*, non conosciamo ancora le forme corrispondenti a questa serie; viceversa delle *Trigla* ci mancano i primi stadi della vita larvale. È però lecito supporre che, anche le *Trigla*, debbano percorrere uno stadio scorpenoide e che, quando i raggi pettorali inferiori del *Peristethus* si differenziano dagli altri, per divenire liberi, questo pesce percorra pure una serie di forme paragonabili a quelle della *Trigla*. Questa opinione mi sembra avvalorata dal fatto che quelle punte ossee della larva che persistono nel *Peristethus* adulto sono quelle stesse che sono pure riconoscibili nella *Trigla* adulta, come rilevasi dalle fig. 12 e 13. Le principali differenze che si notano fra i

due generi, in quanto alle sporgenze ossee del capo, sono, nel *Peristethus*, la mancanza di una sporgenza propria dello squamoso e l'esistenza di spine nasali.

Voglio notare qui di passaggio come sia poco naturale avvicinare i *Peristethus* ai *Dactylopterus* e separarli dalle *Trigla*, come fa il Günther, unicamente perchè quei primi generi hanno il corpo interamente corazzato, mentre le *Trigla* sono meno completamente vestite di piastre ossee. Io credo che la disposizione delle punte del capo e l'esistenza di raggi pettorali liberi, come pure i fatti dello sviluppo larvale offrano caratteri molto più importanti che non sia la potenza più o meno grande dello scheletro cutaneo. Lo sviluppo larvale delle *Trigla* e *Peristethus* mostra delle forme fra loro molto rassomiglianti, ed essenzialmente diverse dalla forma di *Cephalacanthus* propria delle larve di *Dactylopterus*. — Non imprenderò qui di riordinare il gruppo dei pesci a guance corazzate, per la qual cosa avrei bisogno di poter disporre di un materiale che non ho. Intendo però dichiarare che la distribuzione oggi generalmente adottata mi pare essenzialmente artificiale, e fondata su caratteri di superficiale adattamento: essa certamente non rappresenta il nesso filogenetico delle forme.

XI. Polyprion cernium.

L'esemplare che ho veduto, e che ha la lunghezza di 14 mm, è rappresentato a fig. 14: esso fu pescato a Napoli nell' Aprile del 1877. Le ossa del cranio e del cinto scapolare presentano già una gran parte delle sporgenze che devono avere nell' adulto. Però la cresta occipitale mediana è appena accennata, ed è ancora quasi liscia; il margine del preopercolo offre una serie di soli 5 denti, di cui quello superiore piccolissimo, ottuso e appena riconoscibile, i quattro inferiori invece grandi e sporgenti. Questa forma ricorda il preopercolo di una *Scorpaena* (fig. 15) o meglio del *Sebastes dactylopterus*. Le sporgenze della clavicola sono sviluppate, solo sulla porzione superiore di quest' osso. La formola dei raggi delle pinne è:

D. 11 | 11; C. 20; A. 3 | 10; P. 18; V. 1 | 6.

Nell' adulto ho trovato le medesime cifre, se non che il numero dei raggi pettorali varia da 17 a 18, e quello dei raggi codali non è sempre determinabile con precisione, perchè i raggi estremi sono ricoperti da una cute spessa ed opaca. Il raggio spinoso ventrale, benchè spesso e robusto nel giovane individuo, non offre nessuna traccia visibile delle verruche e spinette di cui è coperto nell' adulto. — Per la colorazione

dell' esemplare, rimando il lettore alla figura. Nel vivo, la tinta bruna tendeva maggiormente al giallo.

La disposizione delle spine del preopercolo, nel *Polyprion* giovanissimo, sembra provare l'esistenza di una stretta affinità fra questo genere e gli Scorpenini.

XII. Trachinus sp?

Alcuni pesciolini di 13—15 mm, presi nell' Aprile 1882 a Napoli, appartengono certamente al genere *Trachinus*, come lo prova l'abito generale e la disposizione delle pinne. Sarebbe difficile stabilire con precisione a quale specie debbano essere riferiti, però il piccolo numero dei raggi delle pinne verticali m'induce a ritenere che si tratti di forme giovanili del *T. vipera*.

La fig. 16 che rappresenta uno di questi esemplari varrà a farne conoscere l'aspetto e la colorazione. La formola delle pinne verticali è:

D. 5 | 23; C. 20; A. 2 | 27.

Nella dorsale spinosa, i soli tre raggi anteriori sono bene sviluppati; due altri sono brevissimi e in via di accrescimento, e non è esclusa la possibilità che altri se ne vadano formando più tardi. La clavicola ha una piccola spina; l'opercolo ha due grandi spine, di cui una superiore costituisce nello adulto la ben nota spina velenosa, mentre quella inferiore, meno lunga, corrisponde nel pesce adulto ad una carena sporgente dell'osso. Al disopra dell'opercolo, si vedono due piccole punte che appartengono al sopraclavicolare. — Carattere notevolissimo di questi giovani *Trachinus* è l'armatura del preopercolo, il cui margine è armato di 5 grandi spine, disposte precisamente come nel giovane *Polyprion* e nelle *Scorpaena* e *Sebastes* adulti. Queste spine sono destinate a sparire nello ulteriore sviluppo.

Io credo che queste spine larvali del preopercolo, al numero di cinque nei *Polyprion* e *Trachinus* siano effettivamente omologhe alle cinque spine di *Scorpaena* e *Sebastes* adulti. Nella larva scorpenoide del *Peristethus*, e nelle giovani *Trigla*, queste spine sono ridotte a quattro per la mancanza della spina superiore, già più piccola nel *Sebastes* e rudimentale nella larva di *Polyprion*. Esse rappresentano, a mio parere, appendici tipiche di una forma primitiva del preopercolo, che esisteva in pesci affini agli Scorpenini, nei quali io vorrei vedere gli antenati comuni di quei diversi generi. Recenti lavori hanno dimostrato che il preopercolo si sviluppa come un osso di sostegno appartenente alle pareti

di un canale mucoso: le sporgenze di quest' osso sono assai probabilmente appendici serventi a proteggere i singoli bottoni di senso contenuti nel canale medesimo ed aventi anch' essi disposizioni regolari e costanti.

XIII. Bellottia apoda Gigl.

Ho avuto occasione di studiare l'esemplare della Stazione Zoologica, che è notevolmente più grande di quelli descritti dal Giglioli [1]: ho veduto pure questi nella Collezione italiana del R. Museo di Firenze. Illustrando qui con alcune figure questo pesce, ho voluto ancora completarne in qualche punto la descrizione originale.

La *Bellottia* è forma singolarmente interessante per me, in ragione di una certa rassomiglianza generale che offre col genere *Fierasfer*, nella figura del capo e anche di tutto il corpo: sembra che costituisca una forma di passaggio dai Brotulini ai Fierasferini, ai quali ultimi si avvicina, per la mancanza totale delle pinne ventrali, mentre la forma più depressa e l'esistenza di una vera pinna codale ricordano il *Pteridium atrum*, la sola forma mediterranea nota dei Brotulini. — Un altro carattere singolare del pesce consiste nella presenza di un gran numero di papille cutanee sporgenti, disposte in vicinanza dei canali mucosi del capo e lungo la linea laterale. Giglioli suppose che queste sporgenze fossero costituite da muco venuto fuori da pori della cute e coagulato nell' alcool. Io mi sono assicurato che si tratta di vere papille solide, e, facendo delle sezioni microscopiche di un pezzo di cute preso alla base della linea laterale, ho visto che queste papille sono, per struttura, paragonabili a quelle che stanno sulle guance dei *Gobius*, ove costituiscono le ben note creste; ciascuna di esse porta alla sua estremità un bottone di senso del sistema della linea laterale. Gli organi sensitivi delle papille della *Bellottia* sono certamente omologhi a quelli che ho descritti nella epidermide del *Fierasfer* fuori dei canali mucosi. Pare che nel *Pteridium* esistano egualmente delle papille dello stesso genere ma più piccole, che però non erano ben conservate negli esemplari da me veduti. Nella *Bellottia*, i canali mucosi del capo sono bene sviluppati, e mostrano chiaramente i loro pori regolarmente disposti: manca invece il canale laterale, le cui veci sono fatte da una serie delle papille descritte sopra.

La formola delle pinne dell' individuo studiato è:

D. 85; C. 10; A. 66; P. almeno 23. V. o.

Ho contato cinque raggi branchiostegali.

[1] Zoolog. Anzeiger VI. Jahrg. No. 144. p. 399.

XIV. Pteridium atrum Risso.

Giustamente Giglioli, nel descrivere la *Bellottia apoda*, escludeva il pensiero che questa potesse essere forma larvale del *Pteridium*. Oggi vengo a descrivere una larva, che mi pare doversi riferire al *Pteridium*. Essa è lunga 30 mm e, nella fig. 21, è rappresentata in quell' atteggiamento che prese, morendo nell' alcool, con la bocca spalancata. Sono notevoli la piccolezza degli occhi e lo sviluppo ragguardevole dei canali mucosi del capo; la membrana branchiostega è in gran parte scoperta, pel debole sviluppo degli opercoli. Le pinne ventrali sono ridotte a semplici filamenti; la codale piccola e rotondata. I raggi ossei delle pinne sono bene sviluppati, e la loro formola, nelle pinne verticali, è:

D. 96; C. 10; A. 72.

I segmenti muscolari sono poco più di 60, di cui circa 23 appartenenti al tronco.

La formola qui espressa male si accorda con le cifre di Risso che sono riportate da tutti. Non ho avuto a mia disposizione esemplari del *Pteridium*, che fossero atti ad una esatta numerazione dei raggi, resa molto difficile per la presenza del pigmento abbondantissimo. Ho potuto assicurarmi però che le cifre vere sono più elevate di quelle generalmente ammesse. Io ho trovato:

D. 75—80; C. 10; A. 53—60;

ma queste sono cifre poco attendibili che hanno bisogno di ulteriore conferma. Però non sarebbe inammissibile che la pinna dorsale vada incontro a riduzione durante lo sviluppo larvale del pesce, e veramente non so dire quale sia il significato di un rilievo che trovasi nella larva, in avanti della base della dorsale: si può supporre che questo rilievo rappresenti l'abbozzo di una pinna futura, o pure il rudimento di una pinna scomparsa o in via di riduzione.

Qualora, contrariamente alla mia opinione, questo pesciolino non appartenesse al ciclo biologico del *Pteridium atrum*, esso dovrebbe essere riferito a qualche Brotulino la cui forma adulta non sia stata trovata finora nel Mediterraneo.

Ho avuto altra volta due esemplari più piccoli (17 mm) della medesima larva, i quali erano privi di pinne ventrali, per quanto ho potuto vedere, oggi che i pesciolini sono poco ben conservati. Io li considerai altra volta come giovani Gadoidi, e figurai nella mia monografia del *Fierasfer* (a fig. 40) il cinto scapolare tolto ad uno di essi.

XV. Phycis mediterranea.

Nello splendido lavoro intitolato »Spolia atlantica«, Lütken riferisce, come forma giovanile al genere *Phycis*, l'*Hypsiptera argentea* brevemente descritta dal Günther[1]. L'esame di un esemplare che concorda bene con la caratteristica del genere mi convince della giustezza della opinione di Lütken, e poichè il genere *Hypsiptera* non è stato finora figurato, per quanto io sappia, credo utile dare un disegno del mio esemplare, proveniente dal Golfo di Napoli (fig. 25). Le cifre date dal Günther per l'*H. argentea* sono:

D. 6 | 50; A. 55; V. 3—4.

Io trovo nel mio esemplare:

D. 8 | 57; A. 57; V. 4; P. 18.

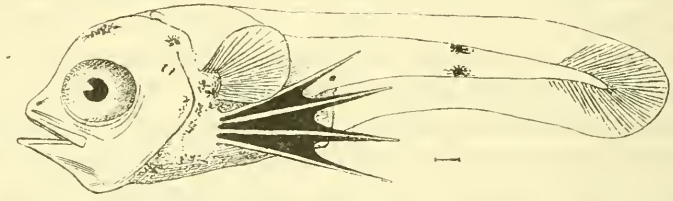
Günther non parla del pigmento nero che tinge l'apice degl' interradii delle pinne ventrali: questa differenza, e quelle che si rilevano dalla formola dei raggi, mi fanno ritenere che il mio esemplare appartenga ad una specie diversa. Anche qui, tutto il corpo è argenteo, con una larga striscia dorsale longitudinale bruna, cioè priva di strato argenteo e sparsa di cromatofori neri. Il numero delle serie di squame (11—12) che si possono contare fra la prima dorsale e la linea laterale mi fa riferire questa *Hypsiptera* al *Phycis mediterranea* anzicchè al *Ph. blennioides*. Non mi è stato possibile numerare le squame della linea laterale, che non sono ancora ben distinte nella parte posteriore del corpo.

Un altro pesciolino mi sembra doversi considerare come forma larvale molto più giovane di *Phycis*. Esso è lungo 12 mm ed è rappresentato a fig. 24: a primo aspetto pare molto dissimigliante da un *Phycis;* però analizzando i suoi caratteri, mi pare che non si possa pensare a riferirlo ad altro genere conosciuto della Fauna mediterranea. In fatti, la forma della pinna codale, con molti raggi dorsali inseriti in avanti della punta dell' urostilo (forma caratteristica dei Gadoidi), l'esistenza di un piccolo barbiglio mentale, la posizione alta delle pettorali, nonchè la forma e la colorazione delle ventrali sono note di molta importanza, che si ritrovano nell' *Hypsiptera*. Anche la colorazione generale argentea, col dorso bruno, è comune alle due forme. — Vi sono però alcune differenze, che non voglio trascurare di notare, cioè: 1° la mancanza della prima dorsale, al cui posto si osserva soltanto un debole rilievo della linea mediana dorsale che si potrebbe considerare come un abbozzo di quella pinna, 2° il numero dei raggi ossei della dorsale e dell' anale, che è inferiore a quello della

[1] Catalogue of Fishes, II. p. 386, IV. p. 362.

Hypsiptera, di 10 raggi circa in ciascuna di queste pinne; non è possibile numerare esattamente quei raggi, perchè gli ultimi sono appena accennati; dietro di essi rimane una porzione di pinna ancora allo stato embrionale, cioè fornita di soli raggi fibrillari cornei ed in cui potranno svilupparsi nuovi raggi ossei. 3° l'esistenza di un quinto raggio rudimentale delle pinne ventrali. 4° due spine ossee che fanno sporgenza alla base dell' opercolo, spine che, per la loro posizione, sembrano appartenere all' osso squamoso.

Ho disegnato a fig. 22 un pesciolino lungo $3^1/_2$ mm e pescato il 18 Febbrajo 1877. Credevo allora poterlo considerare, però non senza molte riserve, come una forma ancora più giovane di *Phycis*, a cagione delle sue ventrali fortemente pigmentate con cinque raggi (fig. 23), mentre le altre pinne non offrono accenni dei raggi definitivi e le verticali sono fra loro continue. Le tavole erano già nelle mani del litografo, quando mi giunse un' altra larva di pesce che, quantunque più piccola ancora, offriva tali caratteri da doversi considerare senza dubbio come stadio più giovane della larva rappresentata a fig. 24 o di una specie molto affine. Perciò si esclude che la fig. 22 appartenga al ciclo biologico del genere *Phycis*.



Il pesce in parola è rappresentato nella zincotipia intercalata a questa pagina. Esso fu pescato alla Stazione Zoologica il 27 Dicembre ultimo, ed è lungo 3 mm. Non ostante la sua piccola statura, esso è tutto vestito di uno strato argenteo, ad eccezione delle pinne, di cui quelle verticali sono ancora costituite dal semplice lembo embrionale continuo, senza raggi, fuorchè all' estremo posteriore, dove numerosi raggi cornei accennano alla formazione della codale. Le pettorali serbano la forma crossopterigiale: le ventrali, inserite molto in alto, sono nerissime ed hanno ciascuna quattro soli raggi molto prolungati. Infine, il capo ha in ciascun lato due piccole spine, identiche a quelle dell' individuo rappresentato a fig. 24 sulla Tav. 10. — L'esistenza di soli 4 raggi ventrali potrebbe far supporre una differenza specifica tra questa larva e quella rappresentata a fig. 24. Se così fosse, rimarrebbe dubbio se

l'Hypsiptera da me osservata si riferisca, come stadio più inoltrato, all' una o all' altra forma.

Se i diversi pesciolini qui descritti appartengono realmente alla serie dello sviluppo del *Phycis*, come io ritengo, i pesci di questo genere dovrebbero, nel loro sviluppo larvale, subire una metamorfosi assai notevole, e, in uno stadio determinato, offrirebbero delle spine speciali, destinate a sparire più tardi.

XVI. Rhomboidichthys podas e mancus.

Nella Fauna del Regno di Napoli, O. G. Costa esprimeva il dubbio che queste due forme non costituissero specie distinte, ma fossero il ♂ e la ♀ della medesima specie. Onde risolvere tale quesito, ho aperto un gran numero di esemplari di *Rhomboidichthys* di diverse età, determinandone il sesso, mediante l'esame microscopico delle glandole sessuali.

I risultati delle mie ricerche mi mettono in grado di confermare pienamente l'ipotesi del Costa. Gli esemplari giovanissimi di ambo i sessi non differiscono per nulla fra loro, nelle apparenze esterne, finchè non abbiano raggiunta la lunghezza di 9—10 cm. A partire da quella età, le femmine continuano a crescere, senza che il rapporto fra la distanza degli occhi e la lunghezza totale del corpo si alteri gran fatto, mentre, nei maschi, la forma del capo si modifica rapidamente, finchè gli occhi assumano la posizione caratteristica del *R. mancus*. Valgano come esempi le cifre seguenti, tolte da una serie molto più lunga (le misure sono espresse in millimetri).

Lunghezza totale del corpo	femmine		maschi	
	distanza fra i due occhi	rapporto con la lunghezza totale	distanza fra i due occhi	rapporto con la lunghezza totale
97	— — — —	— — — —	5	19,4
100	5	20	— — — —	— — — —
104	— — — —	— — — —	$6\frac{1}{2}$	16
110	$5\frac{1}{2}$	20	— — — —	— — — —
116	— — — —	— — — —	$8\frac{1}{2}$	13
119	— — — —	— — — —	11	10,8
130	6	21,7	— — — —	— — — —
132	7	19	— — — —	— — — —

Mi sembra inutile moltiplicare gli esempi. — Rimane pertanto provato che le due specie mediterranee, finora ritenute distinte, del genere *Rhomboidichthys* non sono altro che i due sessi di una specie unica, la quale dovrà ritenere il nome più antico di *R. podas*.

XVII. Larva di genere ignoto.

Ho voluto figurare questo pesciolino, soltanto a cagione del suo aspetto singolare, e senza dargli nessun nome. Forse ad altri, che abbia la fortuna d'incontrare stadii più avanzati, riuscirà di determinare a quale forma adulta debba essere riferito. Certamente è una larva giovanissima, probabilmente di un acantotterigio. Fu pescato alla Stazione Zoologica il 10 Febbrajo 1882. Benchè non abbia ancora pinne ventrali, la posizione dell' ano fa supporre che dovrebbero nascere in posizione toracica o giugulare. La pinna verticale embrionale è ancora continua e senza raggi ossei, fuorchè all' estremità anteriore della dorsale, dove si vedono tre spine, di cui la prima molto prolungata forma l'asta di una banderuola o flagello nero, certamente incompleto in questo esemplare. Guardando l'animale dal dorso, si vede che il margine esterno della mascella superiore offre una serie di dentelli sporgenti in fuori. Il numero dei segmenti muscolari mi pare superiore a 110, ma non potè essere determinato con precisione. La lunghezza totale del pesciolino è di 9 mm.

Spiegazione delle tavole 9 e 10.

Segni comuni alle figure 1, 3—5, 11—13, 15.

oe / *oe'* punte dell' occipitale esterno.
sq squamoso, o punte spettanti ad esso.
pf postfrontale e sue punte.
fr frontale id.
na nasale id.
px premascellare id.
mx mascellare.
ior infraorbitale.
op opercolo.
sop subopercolo.
iop interopercolo.
a, b, c, d, e, f punte del preopercolo.
esc estrascapolare e sue punte.
ssc soprascapolare id.
scl sopraclavicolare id.
cl clavicola id.

Tutte le figure sono disegnate col soccorso della camera chiara.
Le linee segnate sotto le figure indicano la lunghezza del pesce.

Tavola 9.

Fig. 1. *Peristethus cataphractus*, stadio scorpenoide, di fianco.
» 2. Capo dello stesso dal dorso.
» 3. Stadio più sviluppato della stessa specie.
» 4, 5, 6. Capo del medesimo di fianco, di sopra e di sotto.
» 7, 8, 9, 10. Quattro stadi successivi della giovane *Trigla hirundo* di profilo.
» 11. Capo dell' esemplare rappresentato a fig. 7 per dimostrare l'omologia delle punte ossee con quelle del *Peristethus*.
» 12. Contorno del capo della *Trigla hirundo* adulta.
» 13. » » » del *Peristethus cataphractus* adulto.

Tavola 10.

Fig. 14. Piccolo esemplare di *Polyprion cernium*.
» 15. Capo di *Scorpaena scropha* adulta in parte spogliato della cute per mettere allo scoperto i contorni delle ossa superficiali.
» 16. Larva di *Trachinus* sp?

Fig. 17. *Bellottia apoda;* tutto l'animale di fianco.
» 18. Parte anteriore dello stesso maggiormente ingrandita.
» 19. » » » » dal dorso.
» 20. » » » » dalla faccia ventrale.

Queste tre figure mostrano con la massima esattezza la distribuzione delle papille di senso e dei pori dei canali mucosi del capo.

Fig. 21. Larva di *Pteridium atrum?*
» 22. Larva di genere ignoto attribuita una volta con dubbio al genere *Phycis*.
» 23. Pinne ventrali della medesima.
» 24. Larva di *Phycis?*
» 25. *Hypsiptera*, larva di *Phycis mediterranea*.
» 26. Larva di Acantotterigio di genere ignoto.

Über vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern.

Von

Dr. J. F. van Bemmelen,

Assistent am zoologischen Laboratorium der Reichsuniversität zu Utrecht.

Mit Tafel 11 und 12.

1.

Im Jahre 1864 wurde von Wyman die Mittheilung gemacht, dass bei *Raja batis* ursprünglich sieben Kiemenspalten angelegt werden, von welchen sich aber die hintere bald wieder schließe und, ohne Spuren zu hinterlassen, verschwinde [1].

Schon die vergleichende Betrachtung der Kiemenapparate bei Leptocardiern, Cyclostomen, Notidani, den übrigen Selachiern, Holocephalen, Ganoiden und Teleostiern macht es beinahe zur Gewissheit, dass Formen mit einer geringeren Anzahl Kiemenspalten aus solchen mit einer größeren hervorgegangen sind, und dass es besonders die hinteren Spalten sind, welche eine nach der anderen sich rückbilden und verschwinden. Ja, in Folge des Vorkommens von acht bleibenden Kiemenspalten bei *Heptanchus* und sieben bei *Hexanchus* [2], gehört ein vorübergehendes Auftreten einer siebenten Kiemenspalte auch bei den übrigen Selachiern selbst zu den Wahrscheinlichkeiten. Dennoch wäre eine solche Begründung einer aus vergleichend anatomischen Betrachtungen erhaltenen Hypothese durch die embryologischen Thatsachen von großer Wichtigkeit. Dies hebt Gegenbaur richtig hervor, wenn er sagt (Kopfskelett der Selachier, p. 18):

»Wenn die geringere Zahl (der Kiementaschen) aus der größeren

[1] Wyman, Observations on the development of *Raja batis*. in: Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences. IX. 1864.

[2] Das Spritzloch werde ich überall als erste Kiemenspalte bezeichnen.

abgeleitet werden muss und als Reduction zu deuten ist, so müssen die mit einer größeren Kiemenzahl versehenen Selachier als niedere Formen gelten, in denen die bei den übrigen mit nur fünf Kiementaschen versehenen Selachiern rückgebildeten Kiemen sich erhalten haben. Durch einen Nachweis solcher bei den letzteren vorkommender Rudimente würde diese Deutung gesichert sein. Da aber bei den fünf Kiemen tragenden Selachiern hinter dem letzten Kiemenbogen keine Spuren einer rückgebildeten Kieme erkannt werden können, so wäre die Ableitung der pentabranchialen Formen von hexabranchialen oder heptabranchialen Formen etwas problematisch, wenn nicht bei den Embryonen der Rochen durch Wyman sechs Kiemenspalten (abgesehen von der in das Spritzloch übergehenden Spalte) nachgewiesen worden wären. Dadurch wird die Stammform der Rochen mit jener der Notidaniden enger verbunden.«

»Nachdem uns also die Rochen durch ihre Embryonalzustände auf Formen mit mehr als fünf Kiementaschen verweisen und solche Formen innerhalb der Abtheilung der Haie in der That noch bestehen (*Notidani*), wird die pentabranchiale durch die Vergleichung als eine rückgebildete Form sich herausstellen. Ist die verminderte Kiemenzahl von der größeren abgeleitet, so ist die letztere, als den ursprünglichen Zustand repräsentirend, der Charakter eines phylogenetisch niederen Verhaltens, das uns nur bei den Selachiern entgegentritt.«

Während meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Neapel war ich durch die besondere Freundlichkeit des Herrn Prof. Dohrn in der Lage, eine außerordentlich große Anzahl Selachier-Embryonen, die in vollständige Schnittserien zerlegt waren, zu untersuchen. Ich benutze diese Gelegenheit, Herrn Dohrn dafür meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Eben so bin ich Herrn Paul Mayer, Assistent an genannter Station, sehr verbunden für die höchst liberale Weise, mit welcher er seine schönen Präparaten-Serien von *Torpedo*- und *Scyllium*-Embryonen zu meiner Verfügung stellte.

Von diesen Embryonen gehörte eine besonders große Zahl zu *Raja* und *Torpedo*, so dass mir von diesen Arten eine fast lückenlose Serie von Entwicklungsstadien zur Untersuchung vorlag, anfangend mit Stadien, in welchen die fünfte und sechste Kiemenspalte noch zum Durchbruch gelangen mussten. An keinem dieser Embryonen fand ich nun jemals die von Wyman beschriebene offene siebente Kiemenspalte. Ich glaube also berechtigt zu sein, die Angabe Wyman's für unrichtig zu erklären, besonders weil ich auch an den Embryonen von *Pristiurus*, *Scyllium* und

Galeus keine siebente Kiemenspalte angelegt fand. Mit dieser Wahrnehmung stimmt, dass Dr. VAN WIJHE in seiner Arbeit »Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes«[1] eben so wenig von der Anwesenheit einer solchen Spalte berichtet.

Es ist mir nicht gelungen, die ursprüngliche Abhandlung WYMAN's zu Gesicht zu bekommen. Aus dem Jahre aber, worin sie erschien (1864), schließe ich, dass er seine Untersuchungen nicht an Schnittserien gemacht hat, besonders weil auch die Referate in LEUCKART's Jahresbericht (Archiv für Naturgeschichte, 1865) und in Annals and Magazine of Natural History 1865 darüber nichts berichten. Seine Angabe beruht also wahrscheinlich nur auf einer Totalansicht der Embryonen und diese kann allerdings leicht zu Täuschungen führen. Hinter der sechsten Kiemenspalte kommt nämlich nicht nur bei *Raja*, sondern auch bei Embryonen anderer Selachier (*Torpedo*, *Scyllium*, *Pristiurus*, *Galeus*) eine dorsoventrale äußerliche Rinne vor, ausgekleidet vom Ectoderm, welche bei Seitenansicht der undurchsichtigen Embryonen leicht die falsche Idee, man habe es hier mit einer offenen Kiemenspalte zu thun, hervorrufen kann.

Diese Falte im Ectoderm ist abgebildet auf Taf. 11 Fig. 1, die einen Horizontalschnitt durch ein junges Stadium von *Raja* vorstellt. Man sieht, dass die sechste Kiemenspalte sich noch nicht nach außen geöffnet hat (auch in keinem der vorhergehenden und folgenden Schnitte war dies der Fall) und dass das Ectoderm sich nicht an der Bildung der Kiementasche betheiligt. Aus diesem letzteren Grunde schließe ich, dass die erwähnte dahinter liegende Ectodermrinne nicht als rudimentäre Andeutung einer siebenten Kiementasche betrachtet werden darf. — Noch sei bemerkt, dass in diesem Stadium die Mundbucht sich weit seitwärts ausstreckt und besonders an Horizontalschnitten ganz das Bild eines Kiemenspaltenpaares vor den Spritzlöchern liefert. Ob sie wirklich als ein solches betrachtet werden darf, muss ich hier außer Betrachtung lassen.

An den nämlichen Präparaten aber, welche mir die Unrichtigkeit der WYMAN'schen Behauptung zeigten, wurde meine Aufmerksamkeit gezogen auf eine Erscheinung in der ventralen Darmwand hinter der letzten Kiemenspalte. Hier bildet nämlich bei allen untersuchten Embryonen (*Raja*, *Torpedo*, *Scyllium*, *Pristiurus*, *Mustelus*, *Galeus*, *Acanthias*, *Squatina*) das

[1] Natuurkundige Verhandelingen der koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Deel XXII. 1882.

Epithel der ventralen Darmwand ein Paar taschenförmige Ausstülpungen, welche bis zur halben Dicke dieser Wand, die zugleich die dorsale Wand der Pericardialhöhle bildet, vordringen. Zwischen ihnen wird sich bald das caudale Ende der Copula zu differenziren anfangen, vor und seitwärts von ihnen treten die letzten Kiemenbogen auf. Die Ausstülpungen selbst fangen an sich zu bilden in einem Stadium, wo das letzte Paar Kiemenspalten eben geöffnet ist, die ersten Spuren von embryonalem Knorpel sich zeigen, die Pericardialhöhle sich von der bleibenden Leibeshöhle deutlich trennt. Ihre Form und Lage wird verdeutlicht durch die Figuren 2, 6 und 8 auf Taf. 11, welche sie im Längs-, Quer- und Horizontalschnitte zeigen. Ursprünglich sind sie einfach, und ihr Epithel unterscheidet sich von dem umliegenden Darmepithel nur durch größere Höhe. Bald aber fängt ihr blindes Unterende an sich zu erweitern, so dass an ihnen eine engere Ausmündung und ein unterer Hohlraum sich unterscheiden lassen. Dieser letztere treibt dann acinöse Sprossen, die sich verlängern zu kurzen Canälchen mit epithelialen Wandungen, welche knäuelartig durch einander geschlungen liegen (Taf. 11 Fig. 3).

So sind in der dorsalen Pericardialwand zwei drüsenartige Körper entstanden, deren Herkunft vom Darmepithel später nur aus dem (oft verkümmerten) Ausführungscanal ersichtlich ist. Fehlt dieser, so liegen die Körper ganz isolirt zwischen Bindegewebe und Muskeln. Ihrer Lage wegen schlage ich für sie den Namen Suprapericardialkörper vor (*S. P. K.* in den Figuren).

Ich habe nun alle mir zu Gebote stehenden Embryonen und freilebenden Exemplare von Elasmobranchiern auf den Besitz dieser Suprapericardialkörper untersucht. Dabei gelangte ich zu folgenden Resultaten.

Bei einigen Arten: *Raja*, *Aëtobatis*, *Acanthias* und auch bei *Chimaera* bleiben die Suprapericardialkörper bis zum erwachsenen Alter (wahrscheinlich zeitlebens) erhalten und erreichen eine relativ ansehnliche Größe (vgl. Taf. 11 Fig. 10 und 11 für *S. P. K.* von *Raja*). Hier liegen sie an der oben angegebenen Stelle direct unter der Mucosa auf den Musculi coraco-branchiales. Bei *Acanthias* fand ich selbst die Ausführungsöffnungen mit unbewaffnetem Auge sichtbar als sehr feine runde Löcherchen an der freien Fläche der Schleimhaut, wesshalb man die Gebilde als Drüsen der Kiemendarmhöhle deuten könnte (Taf. 11 Fig. 16).

Bei anderen Arten (*Torpedo*, *Scyllium*, *Pristiurus*, *Galeus*, *Squatina*, *Mustelus*, *Heptanchus*) gelang es mir nicht, bei anatomischer Untersuchung freilebender (jüngerer und älterer) Thiere die genannten Körper aufzufinden. Dennoch ist es wahrscheinlich, dass Rudimente

derselben im Bindegewebe unter der Mucosa durch mikroskopische Untersuchung nachzuweisen sind, wenigstens gelang mir dies bei einem ziemlich jungen *Torpedo* (Taf. 11 Fig. 15); nicht aber bei einem erwachsenen *Heptanchus*, dessen dorsale Pericardialwand ich zu diesem Zwecke in eine ununterbrochene Schnittserie zerlegte. Bei *Torpedo* war selbst der Ausführungsgang noch erhalten, der in der Figur dargestellt ist. Ein Beweis, dass bei erwachsenen *Galeus*, *Scyllium* und *Squatina* noch Spuren der Suprapericardialkörper vorhanden sind, ist das Vorkommen zweier (oder einer) feiner Öffnungen in der ventralen Schlundwand, an derselben Stelle, wo diese bei *Acanthias* zu deutlichen Gebilden dieser Art führen. Bei allen von mir auf Schnitten untersuchten Embryonen aber, und darunter waren sehr alte Stadien, fand ich dank dem vortrefflichen Caldwell'schen Mikrotome des Utrechter zoologischen Laboratoriums die Suprapericardialkörper deutlich ausgebildet.

Merkwürdig ist, dass bei *Acanthias* und eben so bei *Scyllium*, *Pristiurus* und *Galeus* oft nur ein Suprapericardialkörper entwickelt ist, und wie ich an Embryonen verschiedener Stadien beobachtete, von vorn herein auch nur einer angelegt wird. Dieser eine kann dann bis zum erwachsenen Alter bestehen bleiben, einmal traf ich ihn bei *Acanthias* mit drei Öffnungen in die Darmhöhle mündend. An vielen Embryonen von *Torpedo*, *Scyllium* und *Pristiurus* fand ich dagegen den Ausführungsgang schon verkümmert und die Drüse selbst mehr oder weniger tief eingesunken in das Bindegewebe der Darm-Pericardialwand. Dies war auch die Lage bei älteren *Mustelus*-Embryonen. (Vgl. für einen älteren *Pristiurus*-Embryo Taf. 11 Fig. 4.)

Aus allen diesen Verhältnissen schließe ich, dass die Suprapericardialkörper in Rückbildung begriffene Organe sind.

Die mikroskopische Untersuchung der ausgewachsenen Körper in toto und in frischem Zustande zeigt, dass sie aus follikelartigen, abgerundeten Bläschen bestehen, die durch spärliches Bindegewebe zusammengehalten werden. Die Wand dieser Bläschen wird aus hohen Epithelzellen mit großen runden Kernen (auf Taf. 11 Fig. 11 und 12) gebildet; womit ihr Innenraum gefüllt ist, weiß ich nicht genau zu sagen, es machte mir aber den Eindruck, als ob er eine Flüssigkeit enthielt.

Schnitte durch die Körper verschiedener Stadien lehren dasselbe und zeigen die Bläschen überall geschlossen, mit großem Innenraum und dicker Wand von einschichtig angeordneten cylindrischen oder cubischen Zellen und einem Inhalt, an welchem keine Structur zu erkennen war, der aber aussah wie eine geronnene Masse, in welcher spärliche Kerne vorkamen (Taf. 11 Fig. 13, 14 u. 15).

Diese Follikel entstehen aus den oben erwähnten kurzen Seitencanälchen der ursprünglichen Entodermeinstülpung als seitliche Sprossen, welche sich abschnüren und so einen Complex allseitig geschlossener Acini bilden, zwischen welchen reticuläres Bindegewebe sich mehr oder weniger reich entwickelt. Die ursprünglichen Canälchen werden wohl schließlich den geschlossenen Acini gleich, nur an dem Ausführungsgang sieht man ihr cubisches Epithel in das Drüsenepithel des Ganges ununterbrochen übergehen (Taf. 11 Fig. 15).

Das bindegewebige Stroma, worin die Follikel liegen, ist bei verschiedenen Arten verschieden stark entwickelt. Sehr spärlich fand ich es zwischen den großen Follikeln bei *Raja* (Taf. 11 Fig. 13), sehr stark entwickelt und kernreich dagegen bei *Aëtobatis* und *Torpedo* (Taf. 11 Fig. 14 u. 15). *Chimaera* nahm in dieser Hinsicht eine vermittelnde Stellung ein.

Ich glaube diese Bindegewebswucherung als Rückbildungsprocess betrachten zu müssen, und halte also die Suprapericardialkörper von *Raja* für die am wenigsten degenerirten, was auch zu ihrer Größe und Dauerhaftigkeit stimmt.

Nervenstämme und specielle Blutgefäße, welche nach den Körpern verliefen, gelang es mir nicht, aufzufinden. Aus leicht verständlichen Gründen achtete ich besonders darauf, ob Äste des Truncus arteriosus sich in ihrer Richtung abzweigten, aber ich sah davon keine Spur. Wohl fand ich bei erwachsenen *Raja*, *Torpedo* und *Acanthias* in ihrer Nähe einen Ast der Arteria axillaris verlaufend, der sich auf der Innenfläche des Schultergürtels verzweigte.

In ihrem Aussehen, histologischem Bau und Entwicklungsweise[1] stimmen die Suprapericardialkörper stark mit der Thyreoidea der Selachier überein, welche in einiger Entfernung vor ihnen, in der Mittellinie am vorderen Ende des Truncus arteriosus liegt. Nie sah ich sie aber mit der Thyreoidea in Verbindung treten.

Aus der Stelle wo, und der Weise wie sie sich bilden, schließe ich, dass die Suprapericardialkörper Reste eines siebenten Kiemenspaltenpaares sind, welches das Ectoderm nicht mehr erreicht und also seine ursprüngliche Function verloren hat.

Die wahren Kiemenspalten bilden sich ja auch in der Weise, dass das Darmepithel sich taschenförmig ausstülpt und gegen das Ectoderm

[1] Vergleiche W. Müller, Über die Entwicklung der Schilddrüse. in: Jenaische Zeitschr. für Medicin und Naturwissenschaften. Bd. XI. 1883.

vorwächst. Zwar entstehen diese Ausstülpungen in einem früheren Stadium als die Suprapericardialkörper und nicht wie diese in ventraler, sondern in seitlicher Richtung, aber diese Verspätung und Richtungsabweichung lassen sich vielleicht als Folgen des rudimentären Zustandes der betreffenden Körper deuten.

Gegen diese Deutung spricht allerdings die gänzliche Rückbildung der hinteren (sechsten) Kiemenspalte bei *Chimaera*, welche verschwindet, ohne, so weit ich dies verfolgen konnte, Spuren zu hinterlassen, ausgenommen den rudimentären hinteren Knorpelbogen, und zwar während hinter diesem Bogen deutliche Suprapericardialkörper vorkommen.

Dagegen wage ich nicht als Beleggrund für meine Deutung das Fehlen jeder Spur dieser Körper beim erwachsenen *Heptanchus* anzuführen, weil ja auch für andere, pentabranchiale Selachier ihre Anwesenheit im erwachsenen Zustande nicht sicher gestellt ist.

Wichtig aber scheint es mir, dass ähnliche drüsenartige Körper bei Säugethieren als Derivate von in Rückbildung begriffenen Kiemenspalten erkannt sind. Born[1] hat bei Schweinsembryonen gefunden, dass hinter dem dritten Kiemenspaltenpaar sich jederseits eine hohle Ausstülpung des Rachenhöhlenepithels abschnürt, welche bald mit der unpaaren Schilddrüse zu einem Ganzen verwächst und dabei sich histologisch umbildet, so dass sie nicht mehr von dem mittleren Theile der Schilddrüse zu unterscheiden ist. Diese Epitheltaschen deutet er als viertes Kiemenspaltenpaar, besonders weil er in einem Falle einen Zusammenhang ihres Unterendes mit einem eingewucherten Zellenstrang des Ectoderms auffand. Eine solche Verwachsung mit der medianen Thyreoidea ist zwar bei Selachiern nicht einmal angedeutet, auch sind hier die Suprapericardialkörper nicht als viertes, sondern als siebentes Spaltenpaar zu deuten, aber in ihrem histologischen Bau stimmen sie mit der Thyreoidea überein, welche bei ihnen nur aus einer unpaaren, medianen Bildung besteht.

Es schließe sich hier eine Beobachtung an, welche ich über die mesodermalen Bildungen am hinteren Ende des Kiemenapparates machte. Wie gesagt, bildet sich hinter der letzten (sechsten) Kiemenspalte eine dorsoventrale Ectodermeinfaltung und diese hat umgekehrt zur Folge, dass die Körperwand zwischen ihr und der letzten Spalte wulstförmig herausragt. In diesem dorsoventralen Wulste wird sich bald der

[1] G. Born, Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren. in: Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXII. 1883.

Knorpel des letzten Kiemenbogens differenziren; ehe jedoch dieser auftritt, liegt darin ein deutlicher Muskelschlauch, eben so deutlich wie in den vorhergehenden Leibeswandbogen, welche sich zwischen zwei Kiemenspalten befinden. Er unterscheidet sich aber von den Muskelschläuchen dieser Bogen durch viel geringere Ausbildung in dorsoventraler Richtung. Man findet ihn nur auf einigen wenigen Horizontalschnitten. Die Muskelschläuche der vorhergehenden Kiemenbogen sind bekanntlich durch die Kiemenspalten abgeschnittene Stücke des Coeloms, und ihr Lumen steht denn auch ventral noch einige Zeit mit der Pericardialhöhle in Verbindung. Der obengenannte hintere Muskelschlauch hängt auch mit der Pericardialhöhle zusammen, aber gerade an der Stelle, wo die Communicationsöffnung dieser Höhle mit der Pleuroperitonealhöhle sich vorfindet, so dass das dorsale Ende des kurzen Schlauches aus dieser letzteren hervorzugehen scheint. (Taf. 11 Fig. 1, 7, 8 und 9). Die Pleuroperitonealhöhle breitet sich dorsal von der Communicationsstelle canalförmig nach vorn aus, und der Muskelschlauch erscheint als der vordere abgeschnürte Theil dieses Canales. In dieser Lage hat Dohrn ihn schon abgebildet in Fig. 1 und 2 auf Taf. 9 seiner Abhandlung über die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier[1], ohne indessen im Texte auf sein Vorkommen aufmerksam zu machen. Da jedoch van Wijhe in seiner Arbeit über die Mesodermsegmente des Selachierkopfes[2] ihn nicht erwähnt, da er weiter in Lage und Größe von den vorhergehenden Muskelschläuchen abweicht und auch in seiner späteren Umbildung sich anders beträgt, so erlaube ich mir hier ausdrücklich sein Vorkommen zu betonen. Während ja die übrigen zwischen je zwei Kiemenspalten liegen, denen sie ihre Entstehung verdanken, stößt dieser hintere nur mit seiner Vorderseite an eine Kiemenspalte, mit seinem Hinterende dagegen an die Pleuroperitonealhöhle, woraus er wie ein Epithelspross hervorgegangen ist. Wenn der hintere Kiemenbogen sich zu differenziren anfängt, so bildet sich der Muskelschlauch zu einer Muskelplatte um, welche den Anfangstheil des Magendarmes mit dem Hinterrande des Kiemenbogens verbindet und außerdem sich in die innere Concavität des Bogens ausspannt, wie die Musculi adductores arcuum in den vorhergehenden Bogen. An der Bildung des Musc. constrictor superficialis nimmt sie dagegen keinen Theil,

[1] Diese Zeitschrift. Bd. V. Heft 1. 1884.

[2] Natuurkundige Verhandelingen der koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Deel XXII. 1882.

und eben so wenig gehen ein Musculus interbranchialis oder ein Musc. interarcualis aus ihr hervor.

2.

Bei der Untersuchung des Spritzloches von *Torpedo*-Embryonen, welche ich in der Hoffnung vornahm, daran Bildungen zu treffen, die den Thymuswucherungen der übrigen Kiemenspalten zu vergleichen wären, fand ich keine Spur von diesen, aber statt dessen eine folliculäre Ausstülpung des Epithels an der dorsalen inneren Wand. Dies führte mich zu einer genaueren Untersuchung der Spritzlöcher verschiedener Selachierarten, und dabei fand ich an der genannten Wand zwei verschiedenartige merkwürdige Ausstülpungen auf. Zum besseren Verständnisse sei hier eine kurze Beschreibung der verschiedenen Formen, in welchen das Spritzloch bei den untersuchten Selachierarten erscheint, vorangeschickt.

Sehr kurz und relativ weitmündig ist das Spritzloch bei *Raja* und *Torpedo*. An der vorderen Wand seiner äußeren Mündung liegt eine Hauteinstülpung, die bis zum Hinterrande des Auges reicht und gleichsam eine Ausbreitung seines Lumens vorstellt. Wo diese Hautfalte in die eigentliche Wand des Spritzloches übergeht, findet sich ein Wulst, der die Spritzlochkieme trägt und innerlich vom vorderen Spritzlochmuskel und -Knorpel gestützt wird: die sogenannte Spritzlochklappe.

Unter den *Squalidae* schließt sich *Squatina* in der Form und Lage seines Spritzloches den *Rajidae* am nächsten an, nur findet sich an der inneren Öffnung, wo es in die Mundhöhle übergeht, eine weite Ausstülpung nach vorn, während dagegen die äußere, dem Auge zugewandte Hauteinstülpung weniger entwickelt ist.

Bei den *Squalidae* mit typischer Haifischform ist es *Acanthias*, dessen Spritzloch mir demjenigen der *Rajidae* am ähnlichsten vorkam. Die äußere Öffnung ist größer als bei den übrigen Arten, und zeigt die dem Auge zugekehrte Hauttasche. Der eigentliche Spritzlochcanal ist kurz und einfach, erweitert sich nur allmählich nach innen zu.

Bei *Scyllium*, *Pristiurus*, *Galeus*, *Mustelus* und *Heptanchus* fand ich dagegen deutlich das Spritzloch aus zwei über einander gelegenen Räumen aufgebaut, welche durch eine Falte der inneren Wand, auf welcher die Spritzlochkieme sich befindet, getrennt werden. Die äußere Öffnung ist klein und einfach. Man könnte sich also denken, dass der kiementragende Wulst und mit ihm die Hauttasche ins Innere gerückt seien und die äußere Mündung dieser Bewegung entsprechend sich verengt habe (vgl. Taf. 11 Fig. 17, die auch in so fern bemerkenswerth

ist, als sie keine Spritzlochkieme zeigt, während doch nach Johannes Müller *Mustelus* zu den Formen mit einer solchen Kieme gehört. An älteren Embryonen von *Mustelus* fand ich auf Schnitten diese Kieme auch sehr kümmerlich entwickelt).

Die von mir aufgefundenen Anhangsgebilde der Spritzlochwand sind bei den eben beschriebenen Gruppen verschieden. Ich will zuerst diejenige besprechen, welche allen untersuchten Formen, mit Ausnahme von *Acanthias* und *Heptanchus*, zukommt. Es ist dies der schon erwähnte folliculäre Anhang der inneren Wand. Er hat die Form eines ovalen Bläschens, dessen Wand von hohen Epithelzellen ausgekleidet und das durch einen kurzen Stiel mit engem oder ohne Lumen mit der Spritzlochwand verbunden ist. Das Bläschen liegt oberhalb der Stelle, wo das Spritzloch in den Kiemendarm übergeht (Taf. 12 Fig. 20, 22, 23, 24 und 25 *V.F.*), genau unterhalb des Ganglions des Facialnerven und dicht vor dem Vorderende des Hyomandibulare. Medianwärts stößt es beinahe an den unteren Seitenrand des Labyrinthes an, wie man am besten auf Horizontal- und Querschnitten sieht. Es befindet sich weiter in geringer Entfernung von der Spritzlochkieme; in Bezug auf seine Lage besteht aber eine Verschiedenheit zwischen *Torpedo* und *Raja* einerseits, *Scyllium* und *Galeus* andererseits, bei den erstgenannten Arten liegt es nämlich an der hinteren (caudalen) Wand des Spritzloches, bei den letztgenannten dagegen an der vorderen, dem Kopfe zugewendeten Seite und stößt an die hintere Wand der Orbitalhöhle an. *Pristiurus* und auch *Mustelus* nehmen in Bezug auf die Lage eine vermittelnde Stellung ein. Immer aber zeigt sich das Bläschen an der inneren Seite des Spritzloches und dicht unter und hinter dem Spritzlochknorpel. Es ist in den Figuren mit *V.S.F.* (ventraler Spritzlochfollikel) angegeben.

Das Bläschen tritt ziemlich spät auf, wenn schon in dem üppig entwickelten embryonalen Bindegewebe sich der Knorpel zu differenziren anfängt, und an den Visceralbogen die ersten Ausbuchtungen der Kiemenfäden auftreten. Die erste Spur des Bläschens zeigt sich als eine kleine ausgebuchtete Stelle an der dorsalen Wand des Spritzloches, wo die Epithelzellen höher geworden sind. Bald stülpt sich diese Stelle ein und bildet einen follikelförmigen Anhang, der mit kurzem, engem Halse in das Spritzloch einmündet. Dieser Hals schließt sich sehr bald und der Anhang nimmt an Größe zu, seine Zellen werden sehr hoch und ihre Kerne groß. Eine weitere Entwicklung habe ich selbst bei den ältesten Embryonen, deren Dottersack beinahe resorbirt war, nicht constatiren können. An dem Spritzloch eines erwachsenen *Torpedo*, das ich in eine

ununterbrochene Serie von Horizontalschnitten zerlegte, fand ich den Anhang sehr groß und deutlich an der oben beschriebenen Stelle gelegen. Sein Lumen war ziemlich groß, seine Längsachse verlief in dorsoventraler Richtung, der Stiel, welcher ihn mit der Spritzlochwand verband, war am dorsalen Ende senkrecht zu dieser Richtung gelegen und zeigte ein sehr enges Lumen. Dagegen fand ich bei kleinen Exemplaren von *Raja*, welche aber schon einige Zeit aus dem Ei geschlüpft waren, den ventralen Follikel mehr in horizontaler Richtung ausgebildet, aber übrigens genau mit dem von *Torpedo* übereinstimmend.

Bei älteren Embryonen von *Acanthias* und bei einem erwachsenen *Heptanchus* gelang es mir nicht, auf Schnittserien den ventralen Follikel aufzufinden. Besonders für die ersteren muss ich also sein Vorkommen verneinen.

Bei allen untersuchten *Squalidae* fand sich eine weitere Complication der inneren Spritzlochwand, nämlich eine nach innen gerichtete, canalförmige, blind endigende Ausstülpung, welche dorsal von dem eben beschriebenen ventralen Follikel gelegen ist und in den Zeichnungen als dorsaler Spritzlochanhang *D. S. A.* bezeichnet wird. Dieser Anhang ist schon beschrieben worden von Johannes Müller in einer Bemerkung zu seinem: »Verzeichnis der auf Pseudobranchien untersuchten Gattungen der Fische«[1], wo er sagt: »Die Spritzlöcher der Plagiostomen besitzen bei mehreren Gattungen einen eigenthümlichen, bisher noch nicht gesehenen Seitencanal, welcher von der inneren Wand des Spritzlochcanals mit einer kleinen Öffnung abgeht und quer gegen die Seitenwand des Schädels gerichtet ist. Sein Ende ist blind erweitert und liegt hart auf der Seitenwand des Schädels auf, oberhalb des Gelenks für das Quadratbein, an der Stelle, wo in der Substanz des Schädelknorpels das Labyrinth gelegen ist. Diesen Canal sehen wir unter den Haien in den Gattungen *Scyllium*, *Pristiurus*, *Mustelus*, *Galeus*, unter den Rochen nur bei den Rhinobaten, *Rhinobatus* und *Syrrhina*. Dieser Canal muss die Schallwellen direct auf die Schädelknorpel leiten.«

Dieser Beschreibung kann ich das Folgende hinzusetzen: Ich fand den betreffenden Canal außer bei *Scyllium*, *Pristiurus*, *Mustelus* und *Galeus* auch bei *Acanthias*, *Squatina* und *Heptanchus* und zwar sowohl an Embryonen wie an erwachsenen Thieren.

In Bezug auf seine Lage sei bemerkt, dass er der hinteren Wand

---

[1] Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, dritte Fortsetzung. Abhandlungen der kön. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1839.

des Auges nahe anliegt, und sein blindes Ende eingeklemmt ist zwischen Vena jugularis median und Heber des Palatoquadratums sagittal (Taf. 12 Fig. 19, 25 u. 26 *D.S.A.*). Auf Quer- und Sagittalschnitten sieht man, dass der Facialis genau ventral von ihm verläuft, der Canalis semicircularis horizontalis genau dorsal (Taf. 12 Fig. 21, 22, 25 u. 26 *D.S.A.*).

Seine Einmündung in das Spritzloch ist sehr eng, aber immer offen, sie liegt an der inneren unteren Ecke der Spritzlochkieme und zwar bei einigen Arten etwas höher (*Scyllium*, *Pristiurus*, *Galeus*, *Mustelus*), so dass man sie in der oberen Abtheilung des Spritzloches findet (Taf. 11 Fig. 17), in anderen etwas tiefer, so bei *Squatina*, *Acanthias* und *Heptanchus*.

Am stärksten entwickelt fand ich den dorsalen Anhang bei *Mustelus*, sowohl an erwachsenen Exemplaren wie an Embryonen; sein blindes Ende breitet sich hier sowohl nach vorn wie nach hinten in der Längsrichtung aus, das Lumen dieser Ausstülpungen ist eng, die Wand überall von hohen Epithelzellen ausgekleidet. Bei *Scyllium*, *Pristiurus*, *Galeus* und *Squatina* dagegen verläuft der ganze Canal quer zur Längsachse, das heißt, die Ausbreitung des blinden Endes in der Längsrichtung fehlt oder zeigt sich nur in Form einiger kurzer acinöser Ausstülpungen, deren Epithel aus besonders hohen und drüsigen Epithelzellen besteht. Bei erwachsenen Exemplaren von *Acanthias* endlich konnte ich den Anhang als ein sackförmiges, ungefähr 3 mm langes Gebilde aus dem Bindegewebe frei präpariren, seine Wände zeigten sich außerordentlich dicht und inwendig glatt, das Epithelium hoch und drüsig. Eben so zeigte sich der dorsale Anhang von *Heptanchus*, aber relativ noch kürzer.

Die Enge des Canallumens und der drüsige Charakter seines Epithels scheinen mir die von J. Müller gegebene Erklärung seiner physiologischen Bedeutung, nämlich als Leitweg der Schallwellen, wenig wahrscheinlich zu machen.

Bei *Raja*, *Torpedo*, *Trygon* und *Myliobatis* fand ich den dorsalen Anhang eben so wenig wie Johannes Müller.

Das letzte Gebilde, welches ich hier zu erwähnen wünsche, sind folliculäre Ausstülpungen des Epithels in den Mundecken, welche ich bei Embryonen aller untersuchten Arten fand, aber nicht an allen Exemplaren. Auch waren sie bei der einen Art und dem einen Exemplar viel stärker entwickelt als bei anderen, ja auch zwischen beiden Seiten desselben Individuums bestand zuweilen Unterschied.

Diese Follikel finden sich, wie gesagt, in den Mundecken und zwar

an der Stelle, wo die Mundhöhle sich gegen die Gelenkstelle von Palatoquadratum und Unterkiefer etwas ausbuchtet. Hier bildet das Epithel in einem ziemlich späten Stadium der Entwicklung (wenn schon der Knorpel sehr deutlich differenzirt ist) eine kleinen folliculären Anhang, dessen Körper sich bald nach vorn und hinten ausbreitet, während der kurze Stiel sich verengt, so dass sein Lumen verschwindet. Auch im Körper des Follikels geht die Höhle bald verloren, während die Epithelzellen der Wand sich vermehren und schließlich einen soliden Zellenstrang bilden, der im adenoiden Bindegewebe an der Innenseite des Gelenkes liegt und dessen Ursprung aus dem Mundepithel nur aus den verkümmerten Resten des Verbindungsstieles hervorgeht (Taf. 11 Fig. 18, Taf. 12 Fig. 27 u. 28).

Sehr stark entwickelt fand ich diese Follikel in den Mundecken besonders bei *Pristiurus*; auch bei *Scyllium* waren sie mitunter recht gut sichtbar. Anatomisch habe ich sie nie nachweisen können, sie scheinen also sich nicht weiter zu entwickeln oder wohl sich gänzlich rückzubilden.

Was nun die Bedeutung dieser drei Bildungen betrifft, so muss ich für den zweiterwähnten, dorsalen, canalförmigen Anhang des Spritzloches auf einen Erklärungsversuch gänzlich verzichten. Über die Meinung Johannes Müller's, dass wir es hier mit einem Hilfsapparat des Ohres zu thun haben, sprach ich bereits. Besonders ist es das Fehlen dieses Canales bei *Raja* und *Torpedo*, welches mich ängstlich macht, eine Hypothese über seine ursprüngliche Bedeutung zu wagen.

Dagegen möchte ich für den mehr ventral gelegenen, bläschenförmigen Anhang des Spritzloches auf eine mögliche Deutung die Aufmerksamkeit hinlenken. Dass das Bläschen ein rudimentäres Organ ist, scheint mir unzweifelhaft. Es fragt sich nur, aus welchem functionirenden Organ es sich rückgebildet hat. Seine Entstehungsweise hat erstens gewiss einige Ähnlichkeit mit den ersten Entwicklungsstadien der Thymuswucherungen an den übrigen Kiemenspalten. Auch in diesen findet man ursprünglich eine von Epithelzellen ausgekleidete Höhle, die durch einen kurzen, bald solid werdenden Stiel mit dem Gipfel der Kiemenspalte noch eine kurze Zeit verbunden bleibt. Aber diese Höhle verschwindet sehr bald, während die Epithelzellen der Wand sich von Anfang an stark vermehren und die dichten Zellgruppen bilden, aus welchen später die Thymus besteht. Von dieser starken Zellvermehrung, welche gerade das Charakteristicum der Thymusbildung ist, zeigt sich dagegen an dem Spritzlochbläschen keine Spur; dabei verschwindet auch sein

Stiel nicht, sondern wächst selbst noch etwas in die Länge. Desshalb erachte ich es für unwahrscheinlich, dass der Spritzlochfollikel als eine Thymuswucherung zu betrachten wäre. Aber zweitens zeigt seine Entwicklungsweise einige Ähnlichkeit mit den ersten Stadien der Suprapericardialkörper. Wie diese bildet er sich als taschenförmige Ausbuchtung des Kiemendarmepithels, unter gleichzeitigem Höherwerden der Zellen; wie diese differenzirt er sich von Anfang an in einen engen kurzen Hals und einen acinösen Körper. Bei beiden Bildungen entwickelt sich der Halstheil nicht weiter, während der Körper sich vergrößert. Nun tritt aber der große Unterschied ein: die Suprapericardialkörper entwickeln sich zu drüsenartigen Gebilden, die Spritzlochbläschen treiben nur eine oder zwei acinöse Ausstülpungen oder bleiben wohl ganz einfach.

Weiter besteht ein Unterschied in der Lage, und zwar in so fern, als die Suprapericardialkörper Ausstülpungen der ventralen Wand des Kiemendarmes sind, die Spritzlochanhänge dagegen an der dorsalen Seite der Darmhöhle vorkommen.

Dennoch möchte ich die Möglichkeit einer Homologie zwischen beiden Bildungen hier aussprechen, das heißt, auch die Spritzlochfollikel als rudimentäre Kiemenspalten deuten. Warum sie sich nicht nach Art der Suprapericardialkörper entwickeln, kann ich nicht erklären, vielleicht stehen sie auf einer tieferen Stufe der Rückbildung. In Bezug auf den Unterschied in der Lage möchte ich aber Folgendes bemerken. Als ich die Spritzlochanhänge und die Suprapericardialkörper auffand und zum ersten Male auf ihre mögliche Bedeutung als rudimentäre Kiemenspalten aufmerksam wurde (ich erinnere mich hier dankbar der anregenden Unterhaltungen darüber mit Herrn Prof. Dohrn), habe ich lange, aber vergebens gesucht nach zugehörigen ventralen Bildungen bei den ersteren, dorsalen bei den letzteren. Nun könnte man zwar die Mundwinkelfollikel als solche für die Spritzlochanhänge in Betracht ziehen, aber erstens liegen diese nicht eigentlich ventral, sondern seitlich und dann weiter nach vorn. Aber außerdem ist es a priori wahrscheinlicher, dass eine rudimentäre Kiemenspalte als eine einheitliche Bildung entsteht, weil ja die Anlagen der bleibenden Kiementaschen auch als solche seitwärts gerichtete Aussackungen des Kiemendarmes auftreten. Erst nach Durchbruch nach außen fangen sie an sich dorsal und ventral über das Niveau des Kiemendarmes auszubreiten und dadurch sich zu differenziren in eine eigentliche Kiementasche und einen Verbindungsspalt mit der centralen Schlundhöhle. Die Entstehung der beiden erwähnten Bildungen als einheitliche taschenförmige Ausstülpungen des Kiemendarmes und

ihre nachherige Ausbildung in Verbindungsstiel und Körper ist also gerade eine Stütze für ihre Auffassung als rudimentäre Kiementaschen. Was nun ihre Lage betrifft, so möchte ich bemerken, dass vom Spritzloch während der Entwicklung der ventrale Theil sich wieder schließt, der übrig bleibende als ein durch die starke Ausbildung des Kiefergelenkes nach dem Rücken gedrängtes Stück einer Kiemenspalte sich erweist, während dagegen an den wahren Kiemen eine Abnahme der dorsalen Seite nach hinten zu zu constatiren ist, bedingt durch die Ausbildung der großen Körpermuskeln. Es wäre also nicht unwahrscheinlich, dass rudimentäre Kiemenausstülpungen in der Spritzlochgegend rückwärts, am Hinterende des Kiemenkorbes dagegen bauchwärts gedrungen wären.

Auch die Mundwinkelfollikel möchte ich als Überreste früherer Kiemenspalten betrachten: ihre Entstehungsweise sieht ebenfalls denen der wahren Spalten sehr ähnlich. In ihrer weiteren Entwicklung zeigen sie sich am meisten von allen der Rückbildung anheimgefallen; ihre Lage dagegen ist lateral, also der der wahren Kiemenspalten ähnlich. Im Gegensatz zu den Spritzlochfollikeln verschwindet ihr Lumen und Stiel sehr bald, die Zellen ihrer Wand dagegen vermehren sich, und so entsteht ein solider Körper, der ohne jegliche Bedeutung im Bindegewebe liegt.

Einmal die Wahrscheinlichkeit angenommen, dass alle diese Bildungen rudimentäre Kiemenspalten sind, erhebt sich die Frage, wo sie früher nach außen gemündet haben. Für die Mundeckenfollikel ist eine Antwort auf diese Frage am leichtesten: sie können Rudimente sein einer Spalte, die zwischen dem zweiten Lippenknorpelchen und dem Kieferbogen bestanden hat. Bei dieser Auffassung wäre der Follikel eine Stütze für die Hypothese, dass die Lippenknorpelchen rudimentäre Kiemenbogen seien.

Schwieriger gestaltet sich die Sache für die Spritzlochfollikel. Es besteht aber auch hier schon eine Hypothese, zum ersten Male von Herrn Dr. VAN WIJHE ausgesprochen[1], welche besagt, dass in der Gegend des Spritzloches früher noch eine Kiemenspalte bestanden haben muss. Für diese Behauptung ist das Vorkommen des Spritzlochfollikels vielleicht eine Stütze. Für die Bestimmung der Durchbruchsstelle dieser hypothetischen Spalte ist aber der Follikel wegen seiner Kleinheit und seiner Lageverschiedenheit bei den verschiedenen Arten nicht zu benutzen.

[1] VAN WIJHE, Über das Visceralskelet und die Gehirnnerven der Ganoiden und von *Ceratodus*. in: Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. V. 1882.

Schließlich sei hier erwähnt, dass ich mich bemüht habe, an zwei mir zu Gebote stehenden älteren Exemplaren von *Chimaera* Reste der verschwundenen Spritzlöcher aufzufinden. Dorsal vom Kiemenkorbe, gerade hinter den riesigen Zähnen des Oberkiefers, fand ich links und rechts eine große, drüsig aussehende Masse, welche, so weit es ihre Lage in Bezug auf Hyomandibulare und die Kiemenspalten betrifft, als Derivat eines verkümmerten Spritzloches gelten könnte. Aber die histologische Structur, so weit sie erkennbar war, deutete gar nicht auf ein epitheliales Organ hin; die Schnitte zeigten nur Massen von überall gleichförmigen kleinen Kernen, worin ein reiches Netz von Lacunen sich verzweigte und hier und da kleine Arterien von spärlichem Bindegewebe begleitet verliefen. Was die Function oder die morphologische Bedeutung dieser Masse sein kann, weiß ich nicht zu erklären. Sie wird erwähnt von Leydig in seiner Abhandlung: Zur Anatomie und Histologie der *Chimaera monstrosa* (Müller's Archiv Jahrg. 1851 Seite 269); und in seinen »Beiträge zur Mikrosk. Anat. und Entwicklungsgesch. der Rochen und Haie« 1852.

Utrecht, Februar 1885.

Nachtrag.

Die Untersuchung zweier jungen Exemplare von *Acipenser sturio* ergab, dass auch diesem Fische Suprapericardialkörper zukommen, und zwar mit bleibender Ausmündungsöffnung in die Schlundhöhle. Sie bestehen, wie die der Elasmobranchier, aus epithelialen Follikeln, aber dieselben haben ein größeres Lumen und sind mehr schlauchförmig. Der erwähnte Ast der Arteria axillaris, welcher den Suprapericardialkörper streift, ward eben so aufgefunden. Beim größten der beiden Exemplare (± 60 cm lang) war bei anatomischer Untersuchung nur linksseitig ein *S.P.C.K.* aufzufinden.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

Ad. Mand.	Adductor Mandibulae.
Au. N. od. *A.N.*	Augennerv.
Ao.	Aortabogen.
At.	Atrium cordis.
Au. B.	Augenblase.
Au. M.	Augenmuskeln.
B. G.	Bindegewebe.
Ca.	Carotis.

C. D.	Chorda dorsalis.
Cho.	Chorioidea.
Co.	Copula.
Cor.	Cornea.
C. S. Sp.	Musculus contractor superficialis spiraculi [1].
D.	Darm.
D. S. A.	Dorsaler Anhang des Spritzloches.
D. W.	Darmwand.
E.	Ectoderm.
E. F.	Ectodermfalte.
E. O.	Electrisches Organ.
F. M.	Follikel in der Mundecke.
G.	Gehirn.
Gel. St.	Gelenkstelle des Hyomandibulare.
G. G. Ph.	Ganglion glossopharyngei.
G. Tr. F.	Ganglion trigemini-facialis.
G. V.	Ganglion vagi.
He.	Herz.
H. H.	Hirnhaut.
H. V.	Hintere Vene der Kiemenbogen.
Hy. d.	Hyoid.
Hy. M.	Hyomandibulare.
Hyp.	Hypophysis.
I. K.	Innere Kiemenbogen.
K. A.	Kiemenausstülpung.
K. B.	Kiemenbogen.
K. D. H.	Kiemendarmhöhle.
K. F.	Kiemenfäden.
K. G.	Kiefergelenk.
K. Kn.	Kiemenknorpel.
K. Sp.	Kiemenspalte.
La.	Labyrinth.
La. W.	Labyrinthwand.
Le.	Leber.
Li.	Linse.
L. Hy. M.	Levator hyomandibularis.
L. K.	Lippenknorpel.
M. Add.	Musculus adductor mandibulae.
M. B.	Mundbucht.
M. C. H.	Musc. coraco-hyoideus.
M. C. M.	Musc. coraco-mandibularis.
M. C. S.	Musc. constrictor superficialis.
Mes.	Mesenterium.
M. H.	Mundhöhle.
M. Sch.	Muskelschlauch.
Na. S.	Nasenschleimhaut.
N. A.	Nervus abducens.

[1] Vgl. WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere Fig. 191,† und die Monographie VETTER's in Jenaische Zeitschr. Bd. VIII.

N. F.	Nervus facialis.
N. G. Ph.	Nervus glossopharyngeus.
N. H.	Nervus hypoglossus.
N. O.	Nervus oculomotorius.
N. S.	Nabelstrang.
N. Tr.	Nervus trigeminus.
N. Va.	Nervus vagus.
Oe.	Oesophagus.
Pa. P.	Parietales Peritoneum.
P. C. H.	Pericardialhöhle.
Pl. P. H.	Pleuroperitonealhöhle.
P. Q.	Palatoquadratum.
Re.	Retina.
R. G.	Rückenmarksganglion.
R. M.	Rückenmark.
R. N.	Riechnerven.
R. P. F.	Ramus posttrematicus facialis.
S. C.	Sinus Cuvieri.
Sch. K.	Schleimcanal.
Scl.	Sclerotica.
S. L. A.	Spritzlocharterie.
S. P. K.	Suprapericardialkörper.
Sp. L.	Spritzloch.
Sp. Kn.	Spritzlochknorpel.
S. W.	Schädelwand.
Th.	Thyreoidea.
U. K.	Unterkiefer.
Urw.	Urwirbel.
V. A. K.	Vordere Augenkammer.
V. C.	Vena cardinalis.
Ve.	Ventriculus cordis.
V. J.	Vena jugularis.
V. P.	Viscerales Peritoneum.
V. S. F.	Ventraler Spritzlochfollikel.
W. S.	Wirbelsäule.

Die sämmtlichen mikroskopischen Figuren sind mit der ABBE'schen Camera lucida gezeichnet.

Tafel 11.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch einen Embryo von *Raja*, dessen sechste Kiemenspalte noch nicht nach außen durchgebrochen ist. Hinter dieser Spalte zeigt sich die dorsoventrale Ectodermfalte (*E. F.*). Die Pleuroperitonealhöhle erstreckt sich bis an die sechste Kiemenspalte, die ersten Spuren der Anlage eines hinteren Muskelschlauches zeigend. Die Mundbucht ist seitlich offen und macht desshalb den Eindruck eines Kiemenspaltenpaares.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Torpedo*, seitlich von der Mittellinie, etwas schief, die erste Anlage eines Suprapericardialkörpers (*S.P.K.*)

zeigend. Die ventralen Ausbuchtungen von nur vier Kiemenspalten sind im Schnitt getroffen, die sämmtlichen sechs waren jedoch schon nach außen geöffnet. Die Pericardialhöhle ist eben im Begriff sich von der Pleuroperitonealhöhle zu trennen, der embryonale Knorpel differenzirt sich.

Fig. 3. Querschnitt durch den suprapericardialen Körper eines weiter entwickelten *Torpedo*-Embryo; die folliculären Ausstülpungen sind aufgetreten, der Stiel ist aber noch in offener Verbindung mit ihnen. (Vergr. *D.* von Zeiss.)

Fig. 4. Sagittalschnitt durch die dorsale Wand des Pericards auf der Höhe eines Suprapericardialkörpers, von einem weit entwickelten *Pristiurus*-Embryo. Der betreffende Suprapericardialkörper liegt dem Epithel der Herzhöhle dicht an; von einem Verbindungsgang mit dem Darmepithel war keine Spur mehr übrig.

Fig. 5. Follikel des in Fig. 4 abgebildeten *S.P.K.* bei starker Vergrößerung. Das Fehlen des Lumens ist vielleicht eine Folge der Conservirung.

Fig. 6. Querschnitt durch einen jüngeren Embryo von *Torpedo* in der Gegend der Suprapericardialkörper, welche eben angelegt werden.

Fig. 7. Horizontalschnitt (etwas schief) durch einen jungen Embryo von *Pristiurus*, welcher an der linken Seite den Muskelschlauch hinter der sechsten Kiemenspalte getroffen hat. Man sieht noch seinen Zusammenhang mit der hinteren Spitze der Pericardialhöhle. Der Mesodermwulst, worin dieser Muskelschlauch liegt, wird hervorgerufen durch die dorsoventrale Ectodermfalte *E.F.*, in diesem Wulste wird sich der letzte Kiemenbogen differenziren.

Fig. 8. Horizontalschnitt aus derselben Serie wie Fig. 7 und nur zwei Schnitte mehr dorsalwärts als dieser. Die dorsale Wand der Pericardialhöhle ist getroffen und darin sieht man den linken Suprapericardialkörper. Links liegt der genannte hintere Muskelschlauch und stößt an die Spitze des canalförmigen Vorderendes der Pleuroperitonealhöhle an, gerade an der Stelle, wo dieses sich von der Pericardialhöhle getrennt hat.

Fig. 9. Sehr dünner Horizontalschnitt durch den oben genannten Mesodermwulst hinter der sechsten Kiemenspalte, den darin enthaltenen Muskelschlauch und die dorsoventrale Ectodermfalte zeigend. Der Zusammenhang des Muskelschlauches mit der pleuroperitonealen Höhle ist noch zu sehen. (Details mit *F.* von Zeiss eingezeichnet.)

Fig. 10. Rechte Hälfte der dorsalen Pericardialwand eines erwachsenen Rochen in natürlicher Größe, nach Entfernung des Schlundepithels, um den rechten suprapericardialen Körper zu zeigen.

Fig. 11. *S.P.K.* eines jungen Rochen, Totalpräparat, frisch in Glycerin bei schwacher Vergrößerung. An der Unterseite liegt das Bindegewebe der Pericardialwand doppelt gefalten, um den Körper frei zu Gesicht zu bekommen.

Fig. 12. Ein Acinus aus dem *S.P.K.* eines erwachsenen Rochen, frisches Präparat bei starker Vergrößerung, die umliegenden Bindegewebszellen sind angegeben.

Fig. 13. Schnitt durch einen Theil des *S.P.K.* eines ausgewachsenen Rochen, in welchem, im Gegensatz zu den in Fig. 14 und 15 abgebildeten Körpern, die Entwicklung des Bindegewebes eine sehr geringe ist, die Epithelzellen der Follikel dagegen sehr schmal und zahlreich sind. Vergr. 200/1.

Fig. 14. Schnitt durch einen Theil des *S.P.K.* eines ausgewachsenen *Aëtobatis narinari*, die starke Entwicklung des Bindegewebes zwischen den Follikeln zeigend. Die Größe der Lacune um jeden Follikel ist vielleicht eine Folge der Conservirung. Vergr. 200/1.

Fig. 15. Schnitt durch den *S.P.K.* eines jungen aber schon längst ausgeschlüpften *Torpedo*, bei schwacher Vergrößerung mit den umliegenden Geweben abgebildet. Der Communicationsgang des drüsigen Körpers mit der Darmhöhle ist getroffen.

Fig. 16. Die ventrale Wand der Mund-Kiemenhöhle eines *Acanthias vulgaris*, in natürlicher Größe abgebildet, um die Öffnungen des *S.P.K.* in diese Höhle zu zeigen.

Fig. 17. Das Spritzloch eines erwachsenen *Mustelus* an der Außenseite geöffnet, um die beiden Abtheilungen, welche es zusammensetzen, die Ausmündungsöffnung des dorsalen Canales und die Lage des ventralen Follikels zu verdeutlichen. Bei diesem Exemplare fehlten die Spritzlochkiemen.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch einen jungen Embryo von *Pristiurus*, woran die Entstehung des Mundeckenfollikels zu sehen ist.

Tafel 12.

Fig. 19. Horizontalschnitt durch den Kopf eines *Pristiurus*-Embryo auf der Höhe des blinden Endes des dorsalen Spritzlochanhanges. Das Spritzloch selbst ist auf diesem Schnitt noch nicht getroffen.

Fig. 20. Horizontalschnitt durch den Kopf eines *Pristiurus*-Embryo, aus derselben Serie wie Fig. 19, aber mehr ventralwärts, um den ventralen Spritzlochfollikel zu zeigen.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch den Kopf eines *Pristiurus*-Embryo, um den Anfang des dorsalen Spritzlochanhanges zu zeigen.

Fig. 22. Sagittalschnitt durch den Kopf eines *Pristiurus*-Embryo, aus derselben Serie wie Fig. 21, aber der Medianlinie näher, und sowohl das blinde Ende des dorsalen Spritzlochanhanges wie den ventralen Follikel enthaltend.

Fig. 23. Sagittalschnitt durch den Kopf eines *Torpedo*-Embryo, um die Lage des Spritzlochfollikels zu zeigen.

Fig. 24. Horizontalschnitt durch den Kopf eines *Torpedo*-Embryo, in der Fläche des ventralen Follikels.

Fig. 25. Etwas schiefer Querschnitt durch den Kopf eines *Pristiurus*-Embryo, den dorsalen Anhang und den ventralen Follikel in ihrer gegenseitigen Lage zeigend. Außerdem sieht man den Epithelfollikel in der Mundecke.

Fig. 26. Etwas schiefer Querschnitt durch den Kopf eines *Scyllium*-Embryo, um die Ausmündung des dorsalen Anhangscanales in das Spritzloch zu verdeutlichen. Man sieht auch den ventralen Follikel und denjenigen der Mundecke.

Fig. 27. Horizontalschnitt durch einen Embryo von *Scyllium*, mit sehr deutlichem Mundeckenfollikel.

Fig. 28. Horizontalschnitt durch einen Embryo von *Torpedo*, in der Fläche der Mundeckenfollikel.

Zur näheren Kenntnis der Tintinnoden.

Von

Géza Entz,

Prof. an der Universität Klausenburg.

Mit Tafel 13 und 14.

Das Capitel über Tintinnoden in meiner Arbeit über die Infusorien des Golfes von Neapel (**1.** 389ff.) bot mir wiederholt Gelegenheit, mich auf *Tintinnidium fluviatile* zu beziehen und mit seiner Organisation die der pelagischen Tintinnoden zu vergleichen, so wie auch die Titinnoden-Natur dieser Süßwasserform Fol gegenüber, der diese bezweifelt (**1.** 16.), entschieden zu betonen. Kurz vor dem Abschluss meiner Arbeit erschien eine zweite Publication desselben Forschers über die Familie der Tintinnoden (Fol, **2.**), in welche ich leider erst nachträglich durch die Güte des Verfassers Einblick erhielt. In dieser werden einerseits mehrere Angaben der ersten Publication, welchen ich nach meinen eigenen Untersuchungen entgegenzutreten mich für berechtigt fühlte — wie ich dies bereits an einem anderen Ort hervorhob (**2.**) — vom Verfasser selbst berichtigt und in den meisten Punkten eine erwünschte Übereinstimmung unserer Beider Ergebnisse geboten; andererseits aber hält Fol auch in dieser zweiten Arbeit seine von der Stein's und Sterki's ganz verschiedene Auffassung des Peristoms der Tintinnoden aufrecht und bringt dem *Tintinnidium fluviatile* dieselbe Skepsis, wie in der ersten Publication entgegen, indem er behauptet: »Si la description que Stein donne sur son *Tintinnus fluviatilis* est bien exacte, ce ne serait point du tout une Tintinnodée« (**2.** 62). Da nun über das fragliche Infusionsthier außer einer ganz kurzen Erwähnung von Claparède und Lachmann (209), ferner der von Stein ohne Abbildungen gegebenen Beschreibung (**2.** 152), so wie einigen gelegentlichen Bemerkungen von Sterki (**2.**) und endlich der knapp gefassten Diagnose von S. Kent (611) nichts

Näheres bekannt ist, so scheint es für mich um so nothwendiger meine Beobachtungen an *Tintinnidium fluviatile* mitzutheilen, als ich in meiner Eingangs erwähnten Arbeit zum Schlusse kam, dass der Bau der pelagischen Tintinnoden und des von Stein ganz richtig beschriebenen *Tintinnidium fluviatile* im Wesentlichen derselbe ist. Ich nehme zugleich Gelegenheit, Einiges über eine Süßwasser-*Codonella*, so wie über Schalen pelagischer Tintinnoden mitzutheilen.

I.

Tintinnidium fluviatile Stein sp.

(Taf. 13 Fig. 1—9.)

Die von Claparède und Lachmann ganz kurz erwähnte, mit dem marinen *Tintinnidium mucicola* ganz nahe verwandte, eventuell sogar identische Süßwasser-Tintinnode, welche von Stein als *Tintinnus fluviatilis*, von S. Kent aber, welcher sie nach Skizzen von Thomas Bolton abbildet und charakterisirt, als *Tintinnidium fluviatilis* angeführt wird, kommt — in der Umgebung von Klausenburg — auf der Oberfläche stehender Gewässer ziemlich häufig, oft massenhaft vor. Der glatte Spiegel ruhiger Teiche und Weiher bildet ihren eigentlichen Aufenthalt; in zeitweiligen Tümpeln habe ich sie eben so wenig angetroffen, wie im fließenden Wasser, in welchem sie wegen ihrer großen Empfindlichkeit gegen äußere mechanische Einwirkungen auch kaum vorkommen dürfte. Das Thierchen ist, wie eben bemerkt, sehr empfindlich, und wenn nicht Sorge getragen wird, die Gefäße, in welchen Tintinnidien transportirt werden, vor Schütteln und Stößen möglichst zu schützen, so gehen sie schon während des Transportes rasch zu Grunde, und man wird sie in demselben Wasser, in welchem sie doch im Freien massenhaft vorkommen, vergebens suchen; bei gehöriger Vorsicht lassen sie sich hingegen in geeigneten kleinen Aquarien selbst längere Zeit hindurch erhalten und züchten.

Tintinnidium fluviatile wohnt, was für die Gattung, wie ich sie umschrieben habe (**1.** 405), charakteristisch ist, in walzigen Gallerthülsen, welche gewöhnlich ganz frei flottiren, seltener Wasserpflanzen angeheftet sind; ich bin genöthigt, dies S. Kent gegenüber besonders zu betonen, da genannter Autor die Anheftung der Hülsen für *Tintinnidium fluviatile* und für die Gattung überhaupt für charakteristisch hält. Die Hülsen, welche mit denen von *Stichotricha secunda* und *Stentor Roeselii* die gleiche Structur haben, sind meist farblos, seltener zart bräunlich

angeflogen; nie sah ich so intensiv chromgelb oder braun gefärbte Hülsen, wie sie bei den zwei genannten Infusorien häufig vorkommen. Sie bestehen aus einer gequollenen, hyalinen Grundsubstanz von oft ziemlich bedeutender Dicke (Fig. 7), welcher feinere oder gröbere, stark lichtbrechende Körnchen eingelagert sind, die aber manchmal nur in der äußeren Schicht und auch hier nur so spärlich vorhanden sind, dass die Hülse, deren Lichtbrechung von der des Wassers kaum verschieden ist, sich, wie etwa die Hülsen der Floscularien, nur schwer unterscheiden lässt. Es kommt wohl hin und wieder vor, dass die Hülsen eingeklebte Fremdkörper enthalten, dies ist aber nur zufällig und durchaus nicht charakteristisch, wie für das nahe verwandte *Tintinnidium semiciliatum*. Die Consistenz der Hülsen ist je nach ihrem Alter verschieden: junge Hülsen sind beinahe so flüssig, wie eine dünne Lösung von Gummi arabicum, so dass sie selbst unter einem feinen Deckgläschen, sobald man dasselbe nicht auf untergelegte Algenfäden, oder anderswie stützt, leicht zerfließen, während älteren Hülsen eine widerstandsfähigere, zähflüssige Consistenz eigen ist. Der äußere Contour der Hülsen ist meist uneben, oft unregelmäßig wellig, der innere hingegen ganz glatt. Ihre Form ist cylindrisch, selten ganz gerade, meist leicht unregelmäßig hin und her gebogen; der vordere Theil ist gewöhnlich gerade, seltener schräg abgestutzt, das Hinterende abgerundet, oft etwas verengt, oder gar schwanzartig ausgezogen; festsitzende Hülsen fand ich stets so angeheftet, dass sie mit dem hinteren Theil, welcher oft reichlich der Hälfte der ganzen Hülsenlänge gleichkam, auflagen, um sich dann fast senkrecht zu erheben. Die Länge der Hülsen schwankt, bei einer mittleren Länge von etwa 0,16, zwischen 0,10 und 0,30 mm, bei einer Breite von etwa 0,04 mm, wovon auf das Lumen des weitesten Theiles der Hülse etwa 0,03 mm fallen. Die Hülse wird vom Insassen, sobald dieser sich nur irgend wie unbehaglich fühlt — und dies erfolgt bei der erwähnten Empfindlichkeit der Thierchen auch auf nicht allzu derbe Reize — schleunigst verlassen, und es erheischt Mühe und Geduld sich die Gunst des Thierchens durch sorgsames Verhüten des Druckes des Deckgläschens, ferner aber durch ununterbrochene Zufuhr frischen Wassers möglichst zu sichern, um es so längere Zeit hindurch innerhalb seiner Hülse in voller Thätigkeit beobachten zu können. Nie sah ich die Thierchen ihre Hülsen mit herumschleppen, wie dies wohl laut Angaben von Stein, wenn auch selten, der Fall sein mag.

Das spastisch-contractile Thierchen selbst misst im contrahirten Zustand ohne die adorale Wimperkrone in der Länge etwa 0,03—0,05,

im gestreckten bis zu 0,12—0,20 mm, wobei die Hälfte bis zwei Drittel der ganzen Länge auf den in den übrigen Körper allmählich übergehenden Stiel fällt, in der Breite 0,025—0,03 mm. Stein bezeichnet den Körper des *Tintinnidium* als nicht contractil, welcher Behauptung ich durchaus nicht beipflichten kann: allerdings liegt der Hauptsitz der Contractilität im hinteren Theil des Körpers, der sich zu einem dünnen Stiel strecken kann; allein auch im contrahirten Zustand vermag sich der Körper noch weiter bis zur Kugelform (Fig. 3, das hintere Exemplar) zu contrahiren, sich strecken, biegen, zusammenzucken, den Peristomsaum zwischen gewissen Grenzen zusammenschnüren etc., kurz, er verhält sich wie der Körper eines *Stentor*, den man doch gewiss nicht als »nicht contractil« bezeichnen kann; auch stehen meiner Ansicht nach die ferneren Angaben Stein's mit dieser Behauptung ganz entschieden in Widerspruch. Die Form des Körpers ist je nach dem Grad der Streckung oder Contraction die einer schlanken oder gedrungenen Glocke, wobei die stärkste Ausbuchtung der beiderseitigen Contouren, in Folge der spiraligen Torsion des Körpers um seine Längsachse, nicht auf dasselbe Niveau fällt (Fig. 6). Das Peristomende ist gerade abgestutzt, das Hinterende hingegen, bei sonst contrahirtem Körper, abgerundet (Fig. 3), oder auch wohl in ein Schwänzchen ausgezogen (Fig. 2, 5). Bei frei umherschwärmenden Exemplaren (Fig. 1) gewahrte ich oft ein kurzes gebogenes Schwänzchen, welches mit einem scharf abgesetzten, sichelförmigen Häkchen endete und welches mich lebhaft an jenen pinselartigen Wimperschopf erinnert, den ich bei *Codonella beroïdea* beschrieb (**1.** 400); doch kann dieses Schwänzchen auch gänzlich verschwinden, und an Exemplaren, welche sich an das Deckgläschen befestigten, sah ich den hinteren Körperpol sich zu einem Scheibchen abflachen (Fig. 6). Die hintere Hälfte des Körpers zeichnet sich, wie bereits erwähnt, durch ihre excessive Contractilität aus. Wenn das Thierchen mit seinem vorderen Ende an der Mündung der Hülse erscheint, um sein Peristom zu entfalten und in Thätigkeit zu setzen, so streckt sich das am Grunde oder an irgend einer Stelle der Wand der Hülse fixirte Hinterende zu einem schwanzartigen, in den übrigen Körper allmählich übergehenden Stiel aus, welcher durchaus nicht dem der Vorticellen, sondern dem stielförmigen Hinterleib der Stentoren entspricht, keinen contractilen Stielmuskel enthält, und dessen Länge je nach der der Hülse, respective nach der Entfernung des Fixationspunktes von der Mündung der Hülse wechselt. Wenn die Hülse nicht allzulang ist, so fixirt sich das Thierchen gewöhnlich am Grunde derselben, ist sie hingegen sehr lang, stark hin und her gebogen, oder, wie bei angehef-

teten Hülsen, in einem Winkel gebrochen, dann dient eine irgend beliebige Stelle zur Fixirung. Der Stiel scheint der Hülse meist einfach wie angeklebt zu sein, einige Mal konnte ich aber am Fixationsende, wie bei den Stentoren, einige cilienartige Fortsätze unterscheiden (Fig. 7) und es kam mir vor, als ob das bereits erwähnte sichelförmige Häkchen es wäre, welches sich in einzelne Cilien auflöst, zerspaltet.

Das vordere, abgestutzte Ende trägt das Peristom, welches denselben charakteristischen Bau hat, welchen ich bei den pelagischen Tintinnoden beschrieb und welcher auch von Stein und Sterki ganz richtig aufgefasst wurde. Das Peristom wird von einem kurzen, röhrenförmigen Kragen umwallt, welcher äußerlich vom übrigen Körper gar nicht abgesetzt ist. Die ringförmige Randzone desselben, der Peristomsaum, welcher nach innen wulstartig vorspringt (Fig. 7) und sich durch eine ganz gleichmäßig vertheilte Granulirung auszeichnet, ist, wie bei sämmtlichen Tintinnoden, in zierliche Lappen getheilt, deren Zahl denen der großen adoralen Wimpern entsprechend 16 ist, und welche je nach der Zusammenschnürung, respective der Erweiterung des Ringes — welche Fähigkeit demselben allerdings nur im beschränkten Grad zukommt — bald mehr vorspringen, bald sich wieder fast bis zur Unkenntlichkeit abflachen.

Die äußerst kräftigen adoralen Wimpern, welche eine Länge von etwa 0,03 mm erreichen, sind am wulstartigen inneren Rand des Peristomsaumes befestigt und wohl immer 16 an der Zahl. Wie die adoralen Wimpern sämmtlicher Tintinnoden, sind auch die des *Tintinnidium fluviatile* keineswegs stielrunde Borsten, sondern flachgedrückte, schlanke Wimperplättchen oder Membranellen, welche dem Peristomsaum in etwas schräger Richtung eingepflanzt und nur bei voller Entfaltung des Peristoms in der Fläche zu sehen sind (Fig. 7—8). Sie sind auch im normalen Zustand bis fast zu ihrem Proximalende in sehr zahlreiche, feine Wimperfibrillen zerfasert, welche zweiseitig abstehen und den Wimpern das zierliche Aussehen einer Reiherfeder verleihen. Dies ist zugleich der einzige Unterschied zwischen den adoralen Wimpern des *Tintinnidium fluviatile* und *T. semiciliatum*, da bei letzterem die Wimpern, nach Sterki's Angabe, nur in circa 6, aber ziemlich breite, spitze Plättchen zerspaltet sind. In gänzlicher Ruhe können sich die adoralen Wimpern ganz einwärts schlagen und bilden dann einen Spiralkranz (Fig. 4), gewöhnlich werden sie aber nur zu einem pinselartigen Schopf zusammengeschlagen, in welchem die Wimperfibrillen kreuzweise über einander greifen und das Peristomende mit dem für die Tintinnoden so charakteristischen, zeltartigen Dach verschließen (Fig. 2, 3, 5, 9); bei

voller Entfaltung bilden die adoralen Wimpern einen bedeutend weiteren Trichter (Fig. 7), als ihn STERKI von *T. semiciliatum* abbildet. Außer diesen 16 mächtigen adoralen Wimpern, welche nur scheinbar einen ganz geschlossenen Kranz, thatsächlich aber, wie bei den Stentoren, eine nach rechts gewundene Spirale darstellen, gehören zu den adoralen noch jene kürzeren, aber immerhin noch recht ansehnlichen Wimpern, welche sich am linken Rande des Peristoms und vom inneren Ende der Spirale in einem jähen Bogen zum Grunde der adoralen Höhle, wo sich der Mund befindet, hinabsenken (Fig. 2 von der Dorsal-, Fig. 7 von der Ventralseite gesehen) [1].

Innerhalb der adoralen Wimpern läuft am Grunde des Peristomsaumes ein zweiter Kranz von viel kürzeren, feineren und dicht stehenden Cilien, welche ich in meiner früheren Arbeit als parorale Wimpern bezeichnete und welche sich wahrscheinlich allein in den Schlund hineinwinden und dessen zarte Bewimperung bilden. Merkwürdigerweise wurden diese paroralen Wimpern bei *T. fluviatile* sowohl von STEIN als auch von STERKI übersehen, trotzdem sie vom Ersteren bei *Codonella heroïdea*, vom Letzteren aber bei dem so nahe verwandten *T. semiciliatum* richtig erkannt wurden.

Die Peristomscheibe ist nach meinen Untersuchungen, welche mit den Ergebnissen von STEIN und STERKI übereinstimmen, ganz wimperlos und keine Spur von jenen Wimperstreifen zu sehen, welche nach FOL bei sämmtlichen Tintinnoden von der Basis einer jeden adoralen Wimperplatte über die Peristomscheibe zum excentrisch gelegenen Mund führen sollen.

Die Peristomscheibe, deren um den Mund gelegenen Theil ich als präorale Höhle vom übrigen Theil, der Stirn, unterscheide, zeichnet sich, wie bei allen Tintinnoden — wenn auch nicht in demselben Maß, wie bei *T. fluviatile* — durch ihre excessive Mobilität aus: bald hebt sie sich und wölbt sich kuppelartig, ohne aber den Peristomsaum zu erreichen, bald flacht sie sich ab, oder höhlt sich tief aus — sie ist mit einem Wort in einem fortwährenden Auf- und Abwogen begriffen, oder bewegt sich, wie sich STEIN treffend ausdrückt, wie ein Pumpenstempel rastlos auf und ab, wobei aber zu bemerken ist, dass die präorale Höhle auch bei höchster Hebung der Scheibe nicht ganz verschwindet, im Gegentheil sich eben in diesem Zustand am schärfsten unterscheiden lässt.

[1] Es sei hier bemerkt, dass ich bei den Tintinnoden ein Rechts und ein Links, ferner Dorsal- und Ventralseite in demselbem Sinne unterscheide, wie in meiner früheren Arbeit (**1.** 396).

Vom Schlingapparat bemerkt Sterki: »Ein besonderer Schlund oder Mund ist nicht zu bemerken, was übrigens leicht erklärlich, da dieser Theil des Körpers (d. h. die Peristomscheibe) von keiner festen Rinde umschlossen ist, und die Nahrungsmassen daher leicht ins Innere gelangen können« (2. 461). Dieser Behauptung muss ich ganz entschieden widersprechen und mich Stein, welcher sowohl einen präformirten Mund, als auch einen Schlund unterscheidet, anschließen. Der Mund, welcher außer dem Act der Nahrungsaufnahme allerdings verschlossen ist, liegt in der Nähe der Ventralseite excentrisch am linken Rand der Peristomscheibe und zwar in der Tiefe der präoralen Höhle (Fig. 2, von der Dorsalseite aus gesehen) und führt in einen kurzen, leicht S-förmig gebogenen, am inneren Ende quer abgestutzten, bedeutend erweiterungsfähigen Schlund, dessen Wände in der Ruhe gänzlich collabirt sind. Im Inneren des Schlundes bemerkte ich sehr feine Wimperhaare, mit deren Anordnung ich aber nicht ins Reine kommen konnte.

Betreff des für die Tintinnoden überhaupt strittigen Punktes der Körperbewimperung verhält sich *T. fluviatile*, wie ich dies bereits in meiner ersten Arbeit gelegentlich anführte (**1.** 399), auf folgende Weise. Das vordere Körperende trägt etwa in der Breite des das Peristom umwallenden Kragens ziemlich lange, dünne, steife, abstehende Borsten, die, wie Stein ganz richtig bemerkt, nicht schwingen, mithin auch keine echten Wimperhaare sind, sondern jedenfalls in die Kategorie jener steifen Borsten gehören, welche zwischen den eigentlichen Cilien verschiedener Infusionsthiere (z. B. *Glaucoma*, *Pleuronema*, *Stephanopogon*, gewisse Stentoren etc.), oder in Längsreihen geordnet am Rücken der Oxytrichinen vorkommen und die den Tintinnidien das Emporsteigen in ihrer Hülse jedenfalls erleichtern, aber auch wohl als Tastborsten dienen. Stein unterscheidet an beiden Seiten des Körpers nur je eine Längsreihe dieser Borsten; ich konnte mich hingegen, namentlich bei Scheitelansicht der Tintinnidien (Fig. 4), auf das Entschiedenste überzeugen, dass mehrere, und zwar ganz regellos zerstreute Längsreihen vorhanden sind, deren Anordnung und Länge, mit letzterer auch die Zahl der Borsten je nach Individuen wechselt, woraus ich schließen möchte, dass diese Borsten, ganz wie die der Stentoren und Stichotrichen dem Wechsel unterworfene Gebilde sind, sei es, dass sie nach kürzerem oder längerem Bestand in das Körperplasma zurückgezogen, oder aber, dass sie abgestoßen werden, um durch neue Nachschübe ersetzt zu werden. Aus Form, Stellung und Anordnung der feinen Wimpern des *T. semiciliatum*, welche ebenfalls nur im vorderen

Drittel oder Hälfte des Körpers vorkommen, möchte ich schließen, dass sie auch in die Kategorie der steifen Tastborsten gehören. Bestärkt werde ich in dieser Auffassung durch die Bemerkung von Sterki, dass ihre Bewegungen nur »langsam und wenig ausgiebig« sind; denn solche wenig ausgiebige, allerdings nur passive Bewegungen, ein Aufrichten, Beugen, leichtes Pendeln und Erzittern der sonst steifen Borsten lassen sich während der Contractionen des Körpers und des Auf- und Abwogens der Peristomscheibe auch bei *T. fluviatile* beobachten. Als eine fernere Bestärkung dieser Auffassung möge hier auch noch angeführt werden, dass Sterki auch die steifen Dorsalborsten der Oxytrichinen, trotzdem er ihre »wenig ausgiebige« mehr passive als active Bewegung betont, doch nicht entschieden von den eigentlichen Wimpern unterscheidet (**1.** 49).

Außer diesen steifen Borsten sind aber bei *T. fluviatile* auch echte, lebhaft schwingende Cilien vorhanden, welche sowohl von Stein, als auch von Sterki übersehen wurden. Es sind dies in Längsreihen geordnete sehr feine Wimperhaare (Fig. 1, 6, 7), welche viel kürzer sind, als die steifen Borsten bald aufgerichtet, bald wieder der Oberfläche des Körpers eng angeschmiegt werden und sich ganz so verhalten, wie ich dies bei *Codonella beroïdea* beobachtete und beschrieb (**1.** 400), nur sind sie bei letzterer bedeutend kräftiger. Dass diese Cilien, wie bei *Codonella*, den ganzen Körper entlang verlaufen, vermuthe ich nur, konnte es aber nicht mit Sicherheit entscheiden, da ich sie stets nur auf verschieden langer Strecke unterhalb der mit steifen Borsten besetzten Zone verfolgen konnte.

Das Leibesplasma ist stets farblos, hyalin, meist mit matt glänzenden, grobkörnigen Granulationen erfüllt. Ecto- und Entoplasma sind nicht scharf getrennt. Auch eine Cuticula lässt sich nur als eine etwas resistentere Grenzschicht unterscheiden, aber durch Reagentien nicht direct nachweisen, vielmehr scheinen die angeschmiegten Wimperhaare die Cuticula zu ersetzen. Myophanstreifen fehlen trotz der großen Contractilität des Körpers vollständig; auch der Stiel enthält kein Muskelband, wie der der Vorticellinen, sondern besteht aus einer fast homogenen, oder doch sehr körnchenarmen Substanz. Als aufgenommene Nahrungstheile lassen sich Bruchstücke von Algen, hin und wieder Diatomeen und kleinere Flagellaten unterscheiden, die gewöhnlich ohne sogenannte Verdauungsvacuolen dem weichen Brei des Entoplasma einverleibt werden.

Die einzige contractile Vacuole liegt linkerseits, unterhalb der präoralen Höhle und mündet dorsal. Die Stelle des Afters verlegt Stein

auf das hintere Ende des Körpers, wo dasselbe in den Stiel übergeht, während sie Sterki nicht festzustellen vermochte. Ich glaube mich überzeugt zu haben, dass der After mit der contractilen Vacuole, oder wenigstens in deren nächster Nähe mündet, wo ich ganz entschieden Fäces austreten sah.

Der einzige Kern ist gegen die Mitte des Körpers in der rechten Körperhälfte gelegen. Er ist meist oval, oft biscuitförmig, manchmal in die Länge gezogen und enthält eine quere spaltförmige Höhle, welche ihn in zwei, oft ganz ungleich große Hälften theilt, wodurch der Kern eine auffallende Ähnlichkeit mit der Form einer Gregarine erhält (Fig. 2). Die Substanz des Kernes erscheint im lebenden Thier meist ganz homogen oder fein granulirt; auf Zusatz von Essigsäure lassen sich hingegen jene hell umrandeten Binnenkörperchen unterscheiden, welche ich auch im Kern pelagischer Tintinnoden beobachtete. Manchmal besteht die eine Hälfte des Kernes aus einer hellen, ohne Reagentien ganz homogen erscheinenden Substanz, während die andere Hälfte verschieden große, scharf umschriebene, den Einschlüssen des Leibesplasma ähnliche Brocken enthält (Fig. 2) — ein Verhalten, welches oft auch bei Oxytrichinen und der *Spirochona gemmipara* vorkommt und bereits von Stein bei *Stylonychia Mytilus* erwähnt wurde (**1.** 149). Neben dem Kern ist ein kleiner, runder oder ovaler Nebenkern gelegen, welcher auch von Stein erwähnt wird.

Theilungszustände habe ich sehr oft Gelegenheit gehabt zu beobachten. Der ganze Vorgang der Theilung hat viel Übereinstimmendes mit der der Stentoren oder noch mehr der Strombidien. Die Theilung beginnt mit der Anlage eines neuen Peristoms etwa in der Mitte der Ventralseite und Neubildung einer contractilen Vacuole (Fig. 7) für den hinteren Theilungssprössling. Auf diesem Stadium der Theilung verweilen die Tintinnidien, ganz so, wie die Stentoren — vermuthlich weil die Ausbildung des complicirten Peristoms längere Zeit beansprucht — verhältnismäßig lange, so dass die einzelnen Phasen nicht recht an demselben Exemplar beobachtet werden können. Das neue Peristom erscheint als ein kurzes quer gestreiftes bogenförmiges Band, dessen Enden sich allmählich einwärts rollen und zu einem Spiralkranz abschließen. Die adoralen Wimpern werden als quergestellte Leistchen angelegt, die allmählich zu einwärts gebogenen Membranellen heranwachsen. Am concaven Saum des Bogens ist ein sehr feines, zart quer gestreiftes Bändchen zu erkennen, welches höchst wahrscheinlich durch Zerfaserung und Auflösung in einzelne Wimpern den paroralen Kranz erzeugt. Sobald sich die adoralen Wimpern zu einem Spiral-

kranz geschlossen haben, erhebt sich die Umgebung des neugebildeten Peristoms in der Form einer Knospe, welche den hinteren Theil des mütterlichen Körpers aufnimmt, um sich schließlich vom vorderen Theilungssprössling abzuschnüren. Der Kern verhält sich, ganz wie dies für die Stentoren charakteristisch ist, während des Theilungsprocesses längere Zeit hindurch anscheinend ganz passiv: die Ausbildung des neuen Peristoms kann bereits weit vorgeschritten sein und auch die neue contractile Vacuole sich herangebildet haben, ohne dass sich am Kern irgend eine Veränderung, die Verlängerung etwa ausgenommen, wahrnehmen ließe (Fig. 7). Die feineren Veränderungen des Kernes und Nebenkernes während ihrer Theilung blieben mir unbekannt: nur so viel kann ich mittheilen, dass ich weder am Kern noch am Nebenkern eine feine, streifige Structur wahrnehmen konnte, ferner, dass jugendlichen Kernen die quere spaltförmige Höhle abgeht.

Einer der Theilungssprösslinge, und zwar gewöhnlich der vordere, welcher sich durch das rastlose Drängen des hinteren Sprösslings incommodirt fühlt, verlässt die mütterliche Hülse, um sich eine neue anzulegen. Einmal war ich aber Zeuge einer anderen, ganz praktischen Lösung der Erbschaftsangelegenheit: der vordere Theilungssprössling behauptete sich hartnäckig im vorderen Abschnitt der langen, röhrenförmigen Hülse, der hintere aber, welcher sich vergebens abmühte seinen Vordermann hinauszustoßen, gab endlich das Drängen auf und zog sich in den hintersten Theil der Hülse zurück, drehte sich dann mehrere Mal sammt dem Röhrenabschnitt um seine Längsachse, wodurch an der gallertigen Hülse eine isthmusartige Einschnürung zu Stande kam, welche nach Wiederholung des Manövers endlich durchriss und so zu einer Theilung der Röhre führte (Fig. 3); freilich mussten sich dann beide Sprösslinge bequemen ihren Hülsenabschnitt auszubessern.

Innerhalb ihrer Hülsen beschränken sich die Tintinnidien darauf, sich vor- und rückwärts zu bewegen, den Hinterleib zu einem Stiel auszustrecken und mit den in Thätigkeit gesetzten adoralen Wimpern vor der Mündung der Hülse einen lebhaften Strudel zu erzeugen; ferner vor irgend einer Gefahr scheu in die Hülse zurückzufahren, den Wirbelapparat zu schließen, den Stiel einzuziehen und endlich, nach Art der Stichotrichen, auch ohne wahrnehmbare Ursache, krampfhaft zuckend zusammenzufahren. Außerhalb der Hülse hingegen schwimmen sie mit rapider Schnelligkeit, indem sie sich mit contrahirtem Körper, in einer Form, in welcher sie von Strombidien kaum unterschieden werden können, mittels ihrer adoralen Wimpern und unter fortwährenden

Achsendrehungen vorwärts bewegen, wobei sie aber von Zeit zu Zeit zusammenfahren, ihre adoralen Wimpern in einen Schopf zusammenschlagen und sich auch wohl auf einige Augenblicke festsetzen, um alsbald wieder hastig-ungestüm weiter zu schwärmen [1].

Die neu angelegte Hülse erscheint als ein schleimiger, im Anfang körnchenarmer Hof, welcher, das Vorderende ausgenommen, das ganze Thierchen umhüllt und in einigen Minuten ausgeschieden wird. Wenn das Thierchen, wie dies unter dem Mikroskop sehr oft geschieht, die neu angelegte Hülse wieder verlässt, kann man sehen, dass die neue

---

[1] Es sei hier aufmerksam gemacht auf die überraschende Ähnlichkeit der frei schwärmenden Tintinnoden mit der von W. Marshall beschriebenen Larve einer Spongie, der *Reniera filigrana* (Der Organismus der *Reniera filigrana* O. Schmidt, in Zeitschr. f. wiss. Z. 37. Bd. 1882. 225). Das abgestutzte Vorderende des länglich-ovalen, metabolischen Körpers der *Reniera*-Larve trägt nämlich einen kräftigen Cilienkranz, welcher mit dem adoralen Wimperkranz der Tintinnoden die größte Übereinstimmung zeigt. Wie bei den Tintinnoden ist dieser Cilienkranz aus sehr langen Wimpern gebildet, deren Zahl nach den von W. Marshall gegebenen Abbildungen zu urtheilen, etwa 16—20 sein dürfte; beim Schwimmen der Larve, wobei sie um ihre Längsachse rotirt, ist dieser Cilienkranz »in fortwährender lebhafter Bewegung und seine einzelnen Cilien legen sich häufig mit ihren freien Enden zusammen, wodurch ein spitzer Schopf entsteht«. — Auf ähnliche Übereinstimmungen gewisser Organisationsverhältnisse und namentlich der Bewimperung gewisser Protozoen und niederer Metazoen oder deren Larven wurde bereits vielfach hingewiesen und darauf zum Theil weitgehende Speculationen, ja sogar die Vereinigung gewisser Proto- und Metazoen gegründet. Kaum wurden die Infusorien von Dujardin durch Ausscheidung der Rotatorien gesichtet und die Gruppe der Protozoen von v. Siebold schärfer umschrieben, als L. Agassiz und Diesing die Vereinigung eines Theiles der Ciliaten mit Turbellarien, des anderen mit Bryozoen vorschlugen. In neuester Zeit hat nun S. Kent wieder dieses Feld betreten und ein Capitel seines großen Werkes (475—481) dieser Art der Vergleichung und den darauf gegründeten Speculationen gewidmet. Mundlose *Planula*-Larven der Coelenteraten werden da mit Opalinen, Suctorien mit Hydroiden, Turbellarien mit Paramecien, Nemertinen-Larven mit Cilioflagellaten, telotroche Anneliden-Larven mit Vorticellen, mesotroche Echinodermen-Larven mit *Didynium*, Bryozoen-Larven mit Vorticellen, Rotatorien und Arthropoden endlich mit Hypotrichen verglichen, und darauf ein hypothetischer Stammbaum des ganzen Thierreichs aufgebaut, welcher sämmtliche Phylen der Metazoen aus Ciliaten entspringen lässt. Ohne mich auf die Kritik des von S. Kent entworfenen Stammbaumes näher einzulassen, will ich hier ganz kurz nur so viel bemerken: so lange die tiefe Kluft zwischen Proto- und Metazoen nicht überbrückt wird — und dies ist heut zu Tage gewiss nicht der Fall, denn die durch Parasitismus in ihrer Organisation tief gesunkenen und heruntergekommenen Dicyemiden und Orthonectiden können nicht ohne Weiteres als Vermittler gelten — ist die phylogenetische Verwerthung von derlei Übereinstimmungen im Bau gewisser Proto- und Metazoen, wie auch ich eben eine anführte, ganz unstatthaft und derlei »Isomorphien« verdienen zur Zeit nur als interessante Convergenzerscheinungen erwähnt zu werden.

Hülse die Form eines Fingerhutes hat, welcher höchst wahrscheinlich durch wiederholte Ausscheidung von Ringen oder Röhrensegmenten von der Mündung aus weiter gebaut wird und schließlich zur charakteristischen Röhrenform heranwächst, obwohl sich ringförmige Wachsthumszonen an der fertigen Hülse durchaus nicht unterscheiden lassen.

II.

Codonella lacustris n. sp.

(Taf. 13 Fig. 10—16.)

Herr Privatdocent Dr. E. Daday machte mich, nachdem er meine Zeichnungen pelagischer Tintinnoden gesehen hatte, darauf aufmerksam, dass in unseren größeren Süßwasserteichen ganz eigenthümliche, mit Kieselplättchen besetzte Gehäuse vorkommen, welche theils wegen ihres für Rhizopodenschalen ganz fremdartigen, geringelten Aufsatzes, theils aber wegen ihres »pelagischen« Vorkommens an der freien Oberfläche der Teiche kaum irgend einem Rhizopoden, sondern einer *Codonella* angehören dürften. Er trat mir zugleich auch mehrere zum Theil vor drei Jahren, zum Theil im vorigen Sommer angefertigte Präparate ab, welche in Gesellschaft verschiedener kleiner, mit dem feinen Netz gefischter Crustaceen, Rotatorien und Cilioflagellaten die fraglichen Schalen enthielten. Zu den älteren Präparaten lieferte das Material der große Teich bei Mezö-Záh in Siebenbürgen, zu den jüngeren der Teich des Stadtwäldchens zu Budapest. In beiden von einander ziemlich entfernten Localitäten kommen die fraglichen Schalen recht häufig vor, und zwar in Mezö-Záh in Gesellschaft von *Sida crystallina*, *Daphnia apicata*, *Diaptomus Castor*, — *Asplanchna triophthalma*, *Schizocerca diversicornis*, *Brachionus Margói*[1], — *Ceratium macroceros*, in Budapest aber mit *Leptodora hyalina*, *Sida crystallina*, *Diaptomus Castor*, — *Asplanchna Sieboldii*, *Schizocerca diversicornis*, *Hexarthra polyptera*, *Brachionus Margói* — und *Ceratium macroceros*, von welchen *Sida crystallina*, *Leptodora hyalina* und *Ceratium macroceros* wohl als echte pelagische (»eupela-

[1] Cf. Dr. E. von Daday, Neue Beiträge zur Kenntnis der Räderthiere. Mathem. und Naturwiss. Berichte aus Ungarn. I. Bd. 1883. Ausführlich in ungarischer Sprache, Math. term. tud. közl. Kiadja a magy. tud. Akadémia. XIX. köt. II. Sz. Budapest. 1885. — Es sei hier bemerkt, dass *Asplanchna triophthalma* der pelagischen *A. helvetica* der schweizer Seen (O. E. Imhof, Studien über die pelagische Fauna d. Schweiz. Zeitschr. f. wiss. Z. 40. Bd. 1884. 171) sehr nahe steht, aber mit derselben nicht identisch ist.

gische«) Süßwasserbewohner angesehen werden dürfen. Es sei hier noch erwähnt, dass in den Präparaten von Mezö-Záh die Schalen oft zu 3—4 in dem blind endenden, beutelförmigen Darm der *Asplanchna triophthalma* angetroffen wurden.

Ein Nachforschen in der einschlägigen Litteratur ergab, dass von J. Leidy dieselben oder nur in untergeordneten Merkmalen verschiedene Schalen unter dem Namen *Difflugia Cratera* beschrieben und abgebildet wurden (108. Plate XII Fig. 19—21 und XVI Fig. 35). Sie wurden von Leidy nur im leeren Zustand in dem Canal von Bristol in Pennsylvanien, ferner im großen Erie-See bei Buffalo in New York, und zwar in beiden Localitäten ebenfalls mit *Ceratium macroceros* (denn *C. longicorne* Perty, unter welchem der Cilioflagellat von Leidy angeführt wird, ist mit *C. macroceros* Schrank synonym) zusammen gefunden. Interessant und etwas überraschend war es für mich, dass auch Leidy den Verdacht hegt, dass die Schalen eventuell einer Tintinnode angehören, indem er seiner Beschreibung die folgenden Worte hinzufügt: »Since the above was written, it has occurred to me that the minute shells, referred to *Difflugia cratera*, may perhaps pertain to a species of ciliated infusorian, of the genus *Tintinnus*.«

Ein sorgfältiges Studium der Schalen und ihrer, wenn auch nicht ganz gut, doch wenigstens kenntlich conservirten Insassen führte zur Bestätigung der Richtigkeit der Vermuthung, dass sie keinem Rhizopoden, sondern einer Tintinnode aus der Gattung *Codonella* angehören, welche ich als *Codonella lacustris* bezeichnen will.

Die winzigen Schalen sind abgestutzt ei- oder bienenkorbförmig und durch eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte Einschnürung in einen größeren hinteren Theil, den ich Wohnfach nennen will, und einen kleineren, kragenartigen Aufsatz getheilt. Genaue Messungen an sechs Schalen ergaben folgende Maße in mm:

Exemplar.	Länge der ganzen Schale.	Länge des Wohnfaches.	Höhe des Aufsatzes.	Größte Weite des Wohnfaches.	Weite der Mündung des Aufsatzes.
I.	0,042	0,029	0,013	0,036	0,036
II.	0,045	0,032	0,013	0,032	0,030
III.	0,050	0,042	0,008	0,036	0,034
IV.	0,052	0,031	0,021	0,039	0,039
V.	0,060	0,040	0,020	0,048	0,015
VI.	0,066	0,036	0,030	0,040	0,034

Leidy giebt für die Länge seiner Schalen 0,056—0,066 mm, bei einer Weite von 0,036—0,042 des Wohnfaches und 0,028—0,036 des Aufsatzes.

Das Wohnfach endet meist einfach abgerundet (Fig. 10, 11, 14), seltener etwas (Fig. 12) oder sogar auffallend zugespitzt (Fig. 15, 16). Das letztere Verhalten zeigen namentlich die Budapester Schalen, welche sich auch durch ihre schlankere Gesammtform, so wie etwas eckige Gestalt ihres Wohnfaches von den Mezö-Záher Exemplaren unterscheiden. Die größte Weite des Wohnfaches fällt meist auf seinen vorderen Theil, seltener auf seine Äquatorialzone. Der Aufsatz bildet entweder einen einfachen Cylinderabschnitt oder ist nach vorn etwas trichterartig erweitert, seltener in seiner mittleren Zone bauchig aufgetrieben; Schalen mit so stark und jäh verengtem trichterförmigen Aufsatz, wie ihn Leidy an einer Schale aus dem Erie-See zeichnet (Pl. XVI Fig. 35), sind mir nicht vorgekommen. Möge der Aufsatz höher oder niedriger sein, immer ist er durch gleich weit stehende Ringfurchen in deutliche Ringe getheilt, deren Zahl zwischen zwei und fünf wechselt; am häufigsten lassen sich vier Ringe unterscheiden, seltener drei (Fig. 10) oder gar nur zwei (Fig. 12); an Schalen, deren Aufsatz vom Wohnfach nicht scharf getrennt ist, lassen sich hinter dem letzten deutlichen Ring manchmal noch Andeutungen von ein oder zwei Ringen wahrnehmen. Der Rand des ersten Ringes ist oft krempenartig umgestülpt.

Die ganze Schale ist wie die der Difflugien und Pseudodifflugien (*Pleurophrys* Cl. & Lachm.) mit eckigen Kieselplättchen besetzt, welche oft eine ganz zusammenhängende Kruste bilden, oft aber auch an größeren oder kleineren Stellen gänzlich fehlen, oder, namentlich auf dem Aufsatz, durch spärlich zerstreute Plättchen vertreten sind, wo dann die Structur der chitinösen Grundmembran der Schale frei zu Tage tritt. Diese Grundmembran zeichnet sich nun, wie man sich bei geeigneter Einstellung des Mikroskopes überzeugen kann, auch unterhalb der aus Kieselplättchen gebildeten Kruste durch dieselbe charakteristische zellenähnliche Sculptur aus, wie bei gewissen pelagischen Codonellen: sie ist nämlich aus kleinen polyedrischen Scheibchen mosaikartig zusammengesetzt, welche in ihrer Mitte je ein dichteres kernartiges Gebilde enthalten und flachen Epithelzellen täuschend ähnlich sehen (Fig. 11).

An einigen Schalen bemerkte ich einen die Mündung des Aufsatzes theilweise verschließenden und von einer ganz unregelmäßigen Öffnung

durchbrochenen membranösen Ring (Fig. 13, 14), dessen structurlose Grundsubstanz zerstreute, winzige Kieselplättchen einschließt. Ich vermuthe, dass diese sphincterartige Membran flexibel ist und einen ähnlichen Schließapparat darstellt, wie er von Fol bei *Codonella ventricosa* entdeckt und beschrieben wurde (Fol, 2. 42); zugleich muss ich aber auch bemerken, dass ich bei den meisten Schalen vergebens nach ihr suchte, und vermuthe, dass von ihrem Fehlen oder Vorhandensein dasselbe gelten dürfte, wie von dem weiter unten zu besprechenden ganz anders geformten Schließapparat der Schalen pelagischer Codonellen und Dictyocysten.

Die Beschreibung der Schale will ich mit der Zusammenfassung jener Merkmale schließen, welche für Rhizopoden, namentlich Difflugien und Pseudodifflugien ganz fremdartig, für Tintinnoden, namentlich Codonellen hingegen charakteristisch sind. Es sind dies: 1) der hohe Aufsatz und dessen ringartige Zonen; 2) die zellenähnliche Mosaik der Grundmembran der Schale; 3) der membranöse Schließapparat an der Mündung des Aufsatzes.

Trotzdem die meisten Präparate mir nur leere äußere Schalen wiesen, gelang es mir dennoch in einigen auch das Thier selbst aufzufinden und wenigstens so viel zu constatiren, dass es kein Rhizopode, sondern eine Tintinnode ist. In Fig. 16 habe ich eine möglichst treue Abbildung eines verhältnismäßig gut conservirten Thieres gegeben, an dem sich die Tintinnode, trotz dem vollständigen Fehlen der Wimpern dennoch, wie ich glaube, mit wünschenswerther Sicherheit erkennen lässt. Das mit groben Brocken erfüllte Plasma, die Lage der einzigen Vacuole, der ovale Kern würden zwar die Frage trotz den eigenthümlichen, an eine Tintinnode erinnernden Körperumrissen noch nicht lösen; das Vorderende des Körpers bietet aber einen für eine Tintinnode ganz charakteristischen Bau zur Schau: es trägt nämlich den kragenartigen, gelappten Peristomsaum mit seinen regelmäßig vertheilten Körnchen, innerhalb dieses Kragens aber lässt sich die Contourlinie der zurückgezogenen Stirn ganz scharf unterscheiden. Ein anderes Präparat (Fig. 10) ist geeignet noch etwa vorhandene Bedenken zu zerstreuen und Fig. 16 zu ergänzen: hier hat sich nämlich die adorale Wimperkrone des an eine Seite der Schale angeschmiegten Thieres ganz vortrefflich erhalten; die großen adoralen Wimpern sind nach Art der Tintinnoden in einen conischen Schopf zusammengeschlagen und auf der linken Seite der Figur in feine Wimperfibrillen zerfasert, auf der rechten aber lassen sich die optischen Durchschnitte von acht weniger zerfaserten Wimpern genau unterscheiden. Dies ist Alles, was ich vom Bau des Thieres mit-

theilen kann — jedenfalls sehr wenig, aber immerhin genug, um es mit Recht für eine Tintinnode halten zu können.

III.

Über Schalen einiger pelagischen Tintinnoden.

Tafel 14.

Es ist bekannt, dass Stein die interessanten, zum Theil geradezu überraschenden Ergebnisse, welche er in seinem letzten, leider unvollendet gebliebenen Werk niederlegte, der Untersuchung des Darminhaltes pelagischer Thiere verdankt. Diese Thiere, unter denen die Salpen in dieser Hinsicht den ersten Rang einnehmen, betreiben »die pelagische Fischerei in großartigem Maßstabe und mit weit besserem Erfolg als der Naturforscher«, und sie häufen »in ihrem Darmcanal für den Naturforscher ein reiches Magazin von zum Theil sehr eigenthümlichen und seltenen mikroskopischen Organismen auf, die kaum auf einem anderen Wege zu erreichen wären« (Stein 3. 5). Die Erfolge von Stein veranlassten mich denselben Weg einzuschlagen. Nachdem eine flüchtige Durchmusterung einiger aus Neapel mitgebrachten pelagischen Thiere Erfolg verhieß, ließ ich mir aus Neapel eine Serie von *Antedon rosaceus*, aus dessen Darm Joh. Müller bereits im Jahre 1841 »ein sehr zierliches Körperchen von der Form einer Kanzel« (233), welches nichts Anderes ist, als die Schale einer *Dictyocysta*, gelegentlich erwähnte und abbildete, ferner von *Salpa africana* und *maxima* zusenden. Die Mühe einer genauen mikroskopischen Analyse des Darminhaltes von einigen Dutzend der angeführten Thiere wurde durch die Ausbeute überreich belohnt. Es ist wahrhaft erstaunlich, wie viel Panzer und Schalen verschiedener mikroskopischer Organismen den Darm von *Antedon*, namentlich aber den der Salpen erfüllen: Diatomeen, Radiolarien und Polythalamien sind bunt durch einander gemischt mit Panzern von Cilioflagellaten, welche den Hauptbestandtheil des Darminhaltes ausmachen, und den zierlichen Schalen der Tintinnoden. In kurzer Zeit lernte ich die Panzer von nicht weniger als dreißig Arten von Cilioflagellaten kennen, während mir doch in meinem dreimonatlichen Aufenthalt auf der Zoologischen Station kaum mehr als ein halbes Dutzend Species im Auftrieb zu Gesichte kam. Außerdem entdeckte ich im Darm von *Antedon* eine parasitische Bursarine, in den Salpen aber eine schöne große Gregarine in den verschiedensten Entwicklungsphasen. Über alle diese behalte ich mir vor in einer anderen Arbeit das Nähere zu be-

richten. — In erster Reihe interessirten mich die Tintinnoden, von welchen ich nicht nur die Schalen der in meiner ersten Arbeit beschriebenen Arten wiederfand und auf ihre feinere Structur eingehend studiren, sondern auch einige für den Golf und einige für die Wissenschaft neue Formen entdecken konnte.

Bevor ich zu den an den Schalen gemachten Studien übergehe, seien hier noch einige Worte über die Häufigkeit des Vorkommens der Schalen mitgetheilt. Im Darm von *Antedon rosaceus* finden sich Tintinnoden-Schalen nur sehr spärlich, während sie in den Salpen nie fehlen. Am zahlreichsten sind die Schalen der *Codonella beroidea* und *C. Lagenula*, die oft zu Hunderten von Exemplaren im Darm einer und derselben Salpe vorkommen, was mit meinen in Neapel selbst gemachten und in meiner ersten Arbeit angeführten Erfahrung, dass diese Beiden die häufigsten Tintinnoden des Golfes sind, übereinstimmt. Ziemlich häufig, das heißt stets in einigen Exemplaren in je einer Salpe, aber nie massenhaft, kommt auch *Dictyocysta Templum* und *D. polymorpha* mit ihren Varietäten vor, während alle anderen Tintinnoden seltene Bestandtheile des Darminhaltes bilden.

1. *Tintinnus acuminatus* Clap. et Lachm.

(Fig. 13.)

Schale krystallhell, farb- und structurlos, cylindrisch, an der Mündung kragenartig erweitert, nach hinten allmählich conisch zugespitzt. Am kragenartig erweiterten Mündungsende ist die Wand der Schale, wie bei vielen anderen Arten der Gattung *Tintinnus*, bedeutend verdickt. Etwas unterhalb der Mitte der Hülse verläuft je ein Randstreif, welcher sich sowohl nach vorn, als auch nach hinten allmählich verliert; bei geeigneter Lage der Hülse kann man sich überzeugen, dass der außerhalb der Randstreifen gelegene Saum eine kammartig vorspringende Leiste bildet.

Länge der Hülse 0,320—0,400, bei einer Weite von 0,015—0,020 des cylindrischen Theiles und 0,037—0,046 mm der Mündung.

T. acuminatus ist bis jetzt nur von den norwegischen Küsten bekannt (Claparède et Lachmann, 199); die neapolitanischen Schalen weichen von den nordischen nur durch ihre etwas schlankere Form ab. Der leistenartige Randsaum wird zwar von Claparède und Lachmann nicht erwähnt, in der gegebenen Abbildung ist er aber deutlich zu sehen; auch thun die erwähnten Autoren der auffallenden Verdickung der Substanz der Schale an deren Mündungsende keine Erwähnung.

2. *Tintinnus Lusus undae* n. sp.

(Fig. 12.)

Schale krystallhell, farb- und structurlos, überall gleich zartwandig, einem langgestreckten sogenannten Becherglas der Laboratorien ähnlich, d. h. nach vorn sich allmählich schwach erweiternd, an der Mündung mit einem schmalen nur unbedeutend umgestülpten krempenartigen Saum. Das Hinterende fand ich einfach quer abgestutzt, kann aber die Möglichkeit nicht ausschließen, dass ein Stück des Hinterendes der zarten Schale eventuell nur abgesprengt war.

Länge der genau gemessenen Schale 0,230, Weite des Hinterendes 0,030, die der Mündung 0,055 mm.

Am meisten erinnert unsere Schale an die von Claparède und Lachmann gegebene Abbildung der überall gleich zartwandigen Schale von *Tintinnus Amphora* (199), mit welchem sie auch in der Länge ziemlich übereinstimmt; durch die bauchige Auftreibung des hinteren Drittels der Hülse ist aber *T. Amphora* hinlänglich charakterisirt und lässt sich mit *T. Lusus undae* nicht verwechseln.

3. *Tintinnus Claparèdii* n. sp.

(Fig. 10—11.)

Man findet bei Claparède und Lachmann die Abbildung und eine kurze Notiz (210) von ganz eigenthümlichen Tintinnoden-Schalen, welche von Capitain Hygon in verschiedenen Breiten des Atlantischen Ocean mit Thalassicollen gefischt wurden. Diese Schalen sollen sich von denen der übrigen Tintinnoden, so wie aller Infusorien dadurch unterscheiden, dass sie aus zwei in einander gestülpten Schalen bestehen und laut Claparède wie eine Schlafmütze gebaut sind.

Die eine Art von diesen doppelten Schalen habe ich auch in einigen Exemplaren im Darm der Salpen angetroffen und sie mit dem Namen *T. Claparèdii* bezeichnet.

Die Schale ist krystallhell, farb- und structurlos, oval, mit quer abgestutzter Mündung, unterhalb welcher das Vorderende der Schale einen kurzen und nur undeutlich abgegrenzten Hals oder Aufsatz bildet.

Die Wand der Schale wird in der That gewissermaßen aus zwei in einander gestülpten Schalen gebildet, das heißt aus zwei structurlosen, steifen Häutchen, welche am Rand der Mündung in einander übergehen, sonst aber von einander durch einen wasserhellen Zwischenraum getrennt sind, welcher am Grunde des Aufsatzes am weitesten ist und

sich nach hinten zu allmählich verengt. Was aber das Fremdartige dieser Beschaffenheit betrifft, so sei hier daran erinnert, dass nach Fol's Untersuchungen die Schalen gewisser Tintinnoden aus zwei discreten Häutchen zusammengesetzt sind, welche durch einen Zwischenraum getrennt sind, welch' letzterer wieder durch Querlamellen in secundäre Fächer getheilt ist (Fol **2.** 31). Bei Fol's *Tintinnus Ampulla* sind diese secundären Fächer eng an einander gereiht und verleihen dem Zwischenraum eine wabenartige Structur, während bei seiner *Cyttarocylis Cassis* (= *Dictyocista Cassis* Haeckel) die Verbindungslamellen weit von einander gerückt sind. Nach dem oben Mitgetheilten glaube ich mich berechtigt annehmen zu können, dass die Schale von *T. Claparèdii* im Wesentlichen denselben Bau hat, wie die Schalen der angeführten Tintinnoden und dass sich der Unterschied lediglich darauf beschränkt, dass die Ausbildung der den weiten Zwischenraum durchsetzenden Querlamellen, welche auch bei Fol's *Cyttarocylis Cassis* nur spärlich vorhanden sind, unterblieb, oder dass sie eventuell nur secundär verschwanden, was sich nur durch Vergleichung von verschieden alten Schalen entscheiden ließe.

Die Länge der Schalen beträgt 0,080—0,090, die größte Weite der Schale 0,065—0,070, die der Mündung 0,047—0,050 mm.

4. *Codonella Lagenula* Clap. et Lachm.

(Fig. 14.)

Zu meiner Schilderung der Structur der Hülsen dieser *Codonella* (**1.** 413) habe ich nach wiederholten Untersuchungen an einem sehr reichen Material folgende Ergänzungen und Berichtigungen nachzutragen.

Die Mosaik der polyedrischen, zellenähnlichen Scheibchen ist stets vorhanden, wenn sie auch oft ganz oder theilweise, meist in der oberen Zone, seltener in der hinteren Hälfte des Wohnfaches durch eckige Kieselplättchen verdeckt wird. Bei günstiger Beleuchtung kann man sich ferner überzeugen, dass auch der Aufsatz nicht ganz structurlos ist, sondern dieselbe zellenähnliche Mosaik trägt, wie das Wohnfach, nur sind die Scheibchen mehr abgeflacht und ihre Umrisslinien und ihr kernähnliches Centrum weniger scharf ausgeprägt, mithin leicht zu übersehen.

Der Schließapparat, den ich auch in meiner ersten Arbeit erwähnte, und welcher aus 12 flachgedrückten, stachelartigen Platten besteht, welche sich, wenn sich das Thier in das Wohnfach zurückzieht, gegen

einander neigen und einen zugespitzten, conischen Deckel bilden, ist an eine zarte Membran befestigt, welche vom Grunde des Aufsatzes entspringt und je nachdem das Thier sich mehr oder minder zurückgezogen hat, ein eingesenktes, concaves, ebenes oder convexes Diaphragma bildet. Ob diese nachgiebige Membran auch an dem Körper des Thieres befestigt ist, was wohl der Fall sein dürfte, ließ sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Diesen Schließapparat hat auch Fol beobachtet (2. 42), mit seinem Bau konnte er aber, wie er selbst sagt, nicht ins Reine kommen; er meint, dass der Schließapparat durch eine kragenartige Membran gebildet sei, welche sich beim Zurückziehen des Thieres wie der Kragen eines »Kautschuk-Tabaksbeutels« faltet und zusammenschnürt.

Zum Schluss sei noch bemerkt, dass nachdem ich mich von dem Vorhandensein der zarten, zellenähnlichen Mosaik des Aufsatzes überzeugt habe, kein Grund mehr vorhanden ist Haeckel's *Codonella Galea* von Messina und Lanzarote (567), welche sich durch die durchaus zellenähnliche Sculptur ihrer Schale auszeichnet, von Claparède und Lachmann's *Codonella* (*Tintinnus* Clap. et Lachm.) *Lagenula* zu trennen.

5. *Codonella beroïdea* Stein sp.

(Fig. 16, 17.)

Ich will hier nur eine interessante Formvarietät der Schalen dieser im Golfe von Neapel überaus gemeinen *Codonella* erwähnen. Die typische Form der Hülse ist, wie bekannt, die einer parabolisch zugespitzten Glocke, welche gewöhnlich nur in der relativen Länge ihrer Achsen variirt. Unter Hunderten von Schalen, welche ich im Darm der Salpen antraf, fanden sich aber hin und wieder einige, welche die Neigung zum Variiren in einer ganz anderen Richtung zeigten. Dieses Variiren beginnt damit, dass sich die Mündung der Schale, anstatt einfach quer, bald ganz unbedeutend, bald auffallender (Fig. 16) schief abstutzt; bis ins Extreme fortgeschritten führt diese Verschiebung der Mündung der Schale zur Form eines schief abgestutzten, kurzen Beutels (Fig. 17), oder zu der der Schalen gewisser Heteropoden, welche von der typischen Form einer parabolischen Glocke so total verschieden ist, dass man sie, ohne Kenntnis der allmählichen Übergänge, mit Recht für Schalen einer besonderen »guten« Species ansehen würde.

6. *Codonella Campanula* Ehrbrg. sp.

(Fig. 15.)

Sie gehört zu jenen Arten, welche ich während meines Aufenthaltes in Neapel nicht beobachtete und nur aus dem Darm der Salpen kenne, wo ich sie aber auch nur in einigen Exemplaren antraf.

Die Schale ist glockenförmig, mit weiter Mündung, welche von dem krempenartig umgestülpten Vorderende umsäumt wird, und conisch zugespitztem, stielartigen Hinterende. Die sonst farb- und structurlose Grundsubstanz der Schale enthält zahlreiche eingekittete Kieselplättchen, welche am stielartigen Hinterende dicht gedrängt sind. Ringartige Zonen, welche nach Haeckel die vordere Hälfte der Schalen von Lanzarote auszeichnen (567) und die auch in den Abbildungen von Fol (**2.** Pl. IV Fig. 5) angedeutet sind, konnte ich nicht unterscheiden.

Länge der Schale 0,160—0,180, Weite des bauchigen Theiles 0,050—0,056, die der Mündung 0,065—0,120 mm.

Fol hat gewiss vollkommen Recht, wenn er Haeckel's *Codonella Campanella* mit der von Ehrenberg bereits 1840 charakterisirten *Codonella* (*Tintinnus* Ehrbrg.) *Campanula* (**1.** 201), welche später von Claparède und Lachmann näher beschrieben wurde (207), für identisch hält; ferner kann ich auch darin Fol beistimmen, dass Haeckel's Abbildung nicht ganz genau ist, da die von ihm angegebenen Maße auf die Abbildung durchaus nicht passen; namentlich ist die Weite des bauchigen Theiles der Glocke etwa um ein Drittel zu groß ausgefallen, wodurch sämmtliche Proportionen verzerrt wurden.

7. *Dictyocysta polymorpha* n. sp.

(Fig. 1—7.)

Unter dem Namen *Codonella perforata* habe ich in meiner ersten Arbeit (**1.** 415) die Schale einer seltenen Tintinnode beschrieben, welche ich, trotz den Löchern ihres Aufsatzes, in die Gattung *Codonella* einreihte und zwar, weil ich sie wegen der durchaus zellenähnlichen Sculptur ihres Wohnfaches für nächst verwandt mit *Codonella Lagenula* ansah. Die Schalen derselben Tintinnode fand ich im Darm der Salpen ziemlich häufig und konnte sie sammt den Schalen von drei echten Dictyocysten (*D. millepora*, *D. Templum*, *D. Mitra*) eingehend studiren. Dabei stellte sich heraus, dass erstens jene für *Codonella Lagenula* so charakteristischen, zellenähnlichen Scheibchen nicht nur bei meiner *Codonella perforata*, sondern auch bei einer echten *Dictyocysta*, der *D.*

Templum vorkommen können, zweitens aber, dass der Hauptcharakter der Dictyocysten in dem Vorhandensein jener kleinen, gehöften Tüpfelporen zu suchen ist, welche den Aufsatz der Schale meiner *Codonella perforata* auszeichnen, und welche sowohl Ehrenberg, der die Gattung *Dictyocysta* aufstellte (**2.** 236), als auch Haeckel entgangen sind oder doch nicht gehörig von den übrigen Löchern der Schale unterschieden wurden. Dies veranlasst mich die in Rede stehende Tintinnode zu den Dictyocysten zu ziehen und ihren Speciesnamen — um dem Pleonasmus auszuweichen, den das Epitheton »*perforata*« für eine *Dictyocysta*, welche eo ipso perforirt ist, in sich schließt — in »*polymorpha*« umzuändern.

Wie der neugewählte Speciesname andeutet, ist *Dictyocysta polymorpha*, sowohl was die Form, als auch was die Structur der Schale anbelangt, im höchsten Grad zum Variiren geneigt; doch werden die Verschiedenheiten der Form durch so allmähliche Übergänge verknüpft, das Variiren der Structur der Schale aber ist so individuell und an keine nachweisbare Regel gebunden, dass ich es für das Richtigste halte, die verschiedenen Schalen zusammenzufassen, worin ich auch noch dadurch bestärkt werde, dass ich ein paralleles Variiren der Structur der Schale auch bei *Dictyocysta Templum* constatiren konnte.

Die Schale besteht aus einem ovalen oder fast kugelförmigen Wohnfach und aus einem deutlich abgeschnürten Aufsatz, dessen Höhe etwa der halben Länge des Wohnfaches gleich kommt. Was die Form des Aufsatzes anlangt, so lassen sich, wie ich bereits in meiner ersten Arbeit bemerkt habe, zwei Varietäten unterscheiden, welche aber durch Übergänge vermittelt werden: bei der einen Varietät bildet der Aufsatz einen einfachen Trichterabschnitt (Fig. 3—5), bei der anderen (Fig. 1—2) hingegen zerfällt er in zwei ziemlich gleich breite Zonen, deren vordere sich mehr oder minder einwärts neigt und mit der hinteren in einem stumpfen Winkel von verschiedener Größe zusammentrifft.

Die Wand der Schale wird stets von zwei Schichten gebildet: aus einer äußeren Lage von kleinen rundlichen Kieselkrümelchen, welche zu einer granulirten Kruste von verschiedener Dicke zusammengekittet sind, und aus einer inneren Lage, der eigentlichen Schale. Die Structur und Sculptur der aus einer homogenen, chitinartigen Grundsubstanz gebildeten Schale selbst ist dem größten Wechsel unterworfen, so dass man kaum zwei Schalen finden mag, welche eine ganz gleiche feinere Structur aufweisen. Als charakteristisch für die Structur der *D. polymorpha*, so wie der Dictyocysten überhaupt, betrachte ich die kleinen gehöften Löcher, welche ich Tüpfelporen nennen will. Es sind

dies ganz kleine, ovale Öffnungen der Schale von etwa 0,001 mm Längsdurchmesser, welche von einem ringförmigen Hof eingerahmt werden und ganz an die Poren der Foraminiferen-Schalen erinnern (Fig. 6)[1]. Bei verschiedenen Einstellungen des Mikroskops erscheinen diese Tüpfelporen verschieden schattirt (Fig. 6): bei oberflächlicher Einstellung erscheinen die Poren selbst dunkel, der Hof hingegen hell, während bei tiefer Einstellung das Gegentheil eintritt. Aus diesem Verhalten, so wie aus dem Umstand, dass die Contourlinie der Schale bei scharfer Einstellung fein gekerbt erscheint, möchte ich schließen, dass sich die Tüpfelporen an kleinen hügelartigen Erhebungen der Schale öffnen, die Schale als Porencanäle durchsetzen, und dass die äußere Contourlinie der Höfe der Grenzlinie der Hügel entspricht (Fig. 7): mit anderen Worten, dass die Schale aus verhältnismäßig dickwandigen Cylinderabschnitten zusammengesetzt ist, deren äußere Grenzlinie hügelartig vorspringt und welche der Grundsubstanz palissadenartig eingelagert sind. An vielen Schalen — und diese sind wohl die häufigsten — sind die Tüpfelporen gleichmäßig über die ganze Schale vertheilt (Fig. 1, 3); sehr häufig kommen aber zu den feinen Tüpfelporen noch größere Löcher (Fig. 2, 4, 5) hinzu, welche ich, wegen ihrer gewöhnlichen Anordnung in Zonen, als Zonallöcher bezeichnen will. Diese Zonallöcher sind ebenfalls oval, etwa 0,004—0,005 mm lang und an derselben Schale gewöhnlich, aber nicht ausnahmslos (Fig. 2) gleich groß; zwischen den ovalen finden sich hier und da biscuitförmige und dreilappige, welche augenscheinlich durch das Verschmelzen von zwei oder drei knapp neben einander gelegenen Löchern entstanden sind. Von einem ringartigen Hof sind die Zonallöcher nie umgeben, und die Schale scheint an diesen Stellen einfach wie durch ein Locheisen durchbrochen. Ohne directe Beweise zu haben, kann ich die Vermuthung doch nicht verschweigen, dass die Zonallöcher dadurch entstehen, dass die Umrahmung der Tüpfelporen zu Grunde geht oder sich nicht ausbildet und auf diese Weise der kleine Porus zu einem größeren Loch heranwächst; auf diese Art der Entstehung scheint namentlich der Umstand hinzuweisen, dass in dem regelmäßigen Kranz von Zonallöchern manchmal hier und da eines fehlt und durch eine Tüpfelpore ersetzt wird. Die Zonallöcher sind gewöhnlich auf einzelne

[1] In den Abbildungen ganzer Schalen sämmtlicher Dictyocysten wurden die Höfe der Tüpfelporen, welche hier und da auch etwas zu groß ausfielen, wegen technischer Schwierigkeiten weggelassen; nur bei der kleinen *D. millepora* (Fig. 9) machte ich eine Ausnahme und bestrebte mich die Tüpfelporen sammt ihren Höfen möglichst naturgetreu wiederzugeben.

Zonen oder Kränze vertheilt (Fig. 2, 4, 5), die der Schale ein äußerst zierliches Äußere verleihen; die Vertheilung der Zonen ist aber solchen individuellen Schwankungen unterworfen, dass sich gar keine Regel statuiren lässt; selten findet man Schalen, die einige oder mehrere ganz regellos zerstreute Zonallöcher enthalten.

Als drittes Element in der Verzierung der Schale treten manchmal auch noch glashelle, nach außen etwas convex vorspringende, runde Scheibchen auf mit einem dichteren und stärker lichtbrechenden kernartigen Centralkörperchen, welches oft, wahrscheinlich in Folge der Maceration, einen kleinen Hohlraum einschließt (Fig. 5). Diese zellenähnlichen Scheibchen, welche dem Aufsatz stets fehlen, sind manchmal ganz regellos hier und da der Substanz der Schale eingekittet, manchmal aber bilden sie, wie die Zonallöcher, Kränze, oder endlich eine zusammenhängende Mosaik, welche sich auf den größten Theil des Wohnfaches, ja sogar auf das ganze Wohnfach erstreckt.

Denselben Schließapparat, welchen ich bei *Codonella Lagenula* beschrieb, konnte ich auch, wenn auch seltener, bei *D. polymorpha* antreffen (Fig. 1, 5).

Die Länge der Schale wechselt zwischen 0,090—0,110, die größte Weite des Wohnfaches zwischen 0,070—0,080, die der Mündung zwischen 0,042—0,070 mm.

8. *Dictyocysta millepora* n. sp.

(Fig. 9.)

Die Schale dieser winzigen und seltenen Tintinnode besteht aus einem nach hinten zugespitzten, ovalen Wohnfach und einem scharf abgesetzten, schmalen, in seiner Äquatorialzone etwas eingeschnürten, kragenartigen Aufsatz. Der letztere wird durch eine hyaline, ziemlich dicke, aber ganz structurlose Membran gebildet, während die Wand des Wohnfaches dieselben ganz gleichmäßig vertheilten Tüpfelporen trägt, welche bei *D. polymorpha* des Näheren besprochen wurden.

Länge der Schale 0,039, größte Weite des Wohnfaches 0,030, die der Mündung des Aufsatzes 0,020 mm.

9. *Dictyocysta Templum* Haeckel.

(Fig. 18—21, 23.)

Die äußerst zierliche Schale dieser Tintinnode hat, wie Joh. Müller treffend bemerkt hat, die Form einer elegant durchbrochenen Kanzel und ist aus zwei scharf abgesetzten Theilen zusammengesetzt: dem

Wohnfach und dem Aufsatz, dessen Höhe etwa zwei Fünftel der ganzen Länge der Schale gleichkommt. Der Aufsatz bildet im Ganzen entweder ein gerades Röhrenstück oder ist trichterförmig erweitert, oder aber gegen seine Mitte bauchig aufgetrieben und gegen beide Enden zu etwas verengt. Das kuppel- oder herzförmige Wohnfach ist in seinen Umrissen mehr oder minder abgerundet fünfeckig, unterhalb des Aufsatzes am meisten, oft wulstartig aufgetrieben (Fig. 18, 19, 23), von hier an verengt es sich allmählich bis etwa zum hinteren Drittel, um sich dann jäh zuzuspitzen. Die Querachse des weitesten Theiles des Wohnfaches übertrifft stets die Längsachse und verhält sich zu letzterer wie 3 : 2.

Die Grundsubstanz der Schale, welche, wie von Fol gezeigt wurde, gleich der aller anderen Tintinnoden, aus einer chitinartigen Substanz, und durchaus nicht, wie von Ehrenberg und Haeckel angenommen wurde, aus Kieselsäure besteht, ist nie incrustirt und am Wohnfach durch dieselben Tüpfelporen dicht siebartig durchbrochen, wie bei den übrigen Dictyocysten. Zu diesen kleinen Tüpfelporen kommen stets noch etwa in der Äquatorialzone des Wohnfaches 7—8 große, rundlich polygonale Löcher, die ich Maschenlöcher nennen will, von etwa 0,014—0,015 mm Durchmesser. Die meisten Schalen haben an ihrem Wohnfach außer den nie fehlenden Tüpfelporen und Maschenlöchern keine anderen (Fig. 18); häufig kommen aber noch Zonallöcher hinzu, welche meist einen geschlossenen Kranz ober- oder unterhalb der Maschenlöcher (Fig. 21), oder nur ober- oder nur unterhalb derselben bilden; nicht selten sind von dem Kranz der Zonallöcher nur einige entwickelt; auf der in Fig. 19 abgebildeten Schale sind z. B. vom vorderen Kranz der Zonallöcher nur zwei, und zwar an der dem Beschauer zugewendeten Seite, vom hinteren Kranz wieder nur zwei Zonallöcher an der abgewendeten Seite entwickelt. Selten sind mehrere Kränze von Zonallöchern entwickelt und die Löcher dem Anscheine nach ganz regellos zerstreut (Fig. 20). Ein einziges Exemplar traf ich an, bei welchem oberhalb der Zone der Maschenlöcher ein Kranz von 16 zellenähnlichen Scheibchen ausgebildet war (Fig. 23). — Wie wir also sehen, ist die feinere Structur und Sculptur der Schalen des *D. Templum* einem ähnlichen Variiren unterworfen, wie bei *D. polymorpha*.

Das Zierliche der Schale wird ergänzt und noch gehoben durch den eleganten Aufsatz, welcher von 7—8 großen Maschenlöchern in Form von Parallelogrammen, mit abgerundeten Ecken, durchbrochen ist. Zwischen diesen großen Maschenlöchern bildet die Substanz

des Aufsatzes nur schmale, schlanke Längsstreifen, welche an der Mündung durch eine Ringleiste verbunden werden. Die Substanz der Leisten ist an der äußeren Oberfläche um die Schalenöffnungen herum, so wie in der Umrandung der Maschenlöcher, wie an der durchbrochenen Schale der *Clathrulina elegans* — wenn auch nicht so stark vorspringend — wulstartig verdickt (Fig. 18); an den abgerundeten Ecken der Parallelogramme, wo die Leisten breiter werden, weichen die wulstartigen Rahmen aus einander, und es entstehen, wie zwischen derbwandigen Pflanzenzellen, kleine dreieckige Felder, zwischen welchen sich ein zartes Häutchen ausspannt.

Denselben Schließapparat, den ich bei *Codonella Lagenula* und *D. polymorpha* erwähnte, konnte ich auch an einigen Exemplaren von *D. Templum* auffinden (Fig. 19). Betreff dieses Schließapparates der angeführten Tintinnoden muss ich hier bemerken, dass ich ihn selbst an solchen Schalen, welche verhältnismäßig noch gut erhaltene Reste des Thieres selbst enthielten, vergebens suchte, woraus ich schließen möchte, dass er überhaupt nicht bei einem jeden Exemplar zur Ausbildung kommt; bestärkt werde ich in dieser Vermuthung hauptsächlich dadurch, dass ähnliche Schließapparate, verschieden geformte Deckel und Klappen, auch bei anderen in Hülsen und Schalen wohnenden Infusorien bald vorhanden sind, bald wieder gänzlich fehlen: dies gilt namentlich, nach Stein's Untersuchungen, von den Klappen der *Freia elegans* (Stein, 2. 291), nach meinen eigenen aber von den Cothurnien.

Länge der Schale 0,060—090, größte Breite des Wohnfaches 0,052 bis 0,070, Weite der Mündung des Aufsatzes 0,041—0,053 mm.

Die schöne plastische Abbildung, welche Haeckel von der Schale des *D. Templum* giebt (Taf. XXVII Fig. 6) und welche der Varietät mit einem Kranz von Zonallöchern oberhalb, und regellos zerstreuten Zonallöchern unterhalb der Maschenlöcher des Wohnfaches entspricht, kann ich in so fern nicht für naturgetreu halten, als die Tüpfelporen viel zu unregelmäßig groß und viel zu weit zerstreut gezeichnet sind. Auch darin kann ich Haeckel nicht beistimmen, dass die Zahl der Maschenlöcher sowohl des Aufsatzes als auch des Wohnfaches 7, die der Zonallöcher aber 14 ist: die typische Zahl der Maschenlöcher ist nach meinen Ergebnissen 8, die der Zonallöcher aber 16, welche Zahl allerdings nicht immer vorhanden ist, da sich von den Maschenlöchern sehr oft eines, von den Zonallöchern aber 2, oder auch mehrere nicht entwickeln. Ich möchte hier überhaupt aufmerksam machen,

dass bei den Infusorien, wie bei so vielen Cölenteraten, die Zahl 4 mit ihren Multipla die herrschende ist[1]. Auch in Fol's Abbildung (**2.** Pl. V Fig. 9), einer Varietät mit vorderen Zonallöchern, aus deren Kranz mehrere fehlen, sind die Tüpfelporen zu unregelmäßig groß und unnatürlich polygonisch.

10. *Dictyocysta Mitra* Haeckel.

(Fig. 22.)

In meiner ersten Arbeit erwähnte ich bereits, dass ich in dem Darm der Salpen die Schalen einer *Dictyocysta* gefunden habe, welche Haeckel's *D. Mitra* nahe steht (**1.** 416). Damals kannte ich das Variiren der Durchbrechung der Schalen der Dictyocysten noch nicht und hielt die neapolitanischen Schalen von den von Haeckel bei Messina und Lanzarote entdeckten für verschieden. Da ich seither die Schalen der Dictyocysten eingehend studiren und mich auch bei *D. Mitra* überzeugen konnte, dass die Durchlöcherung in gewissen Grenzen einem bedeutenden Variiren unterworfen ist, hege ich jetzt kein Bedenken die von mir untersuchten Schalen, welche in den Salpen von Neapel recht selten sind, für *D. Mitra* zu halten, trotzdem ich kein einziges Exemplar antraf, welches in Bezug auf die Durchlöcherung mit der von Haeckel gegebenen Beschreibung (563) und Abbildung übereinstimmt.

Die Schale hat, nach Haeckel's treffendem Vergleich, die Form einer Bischofsmütze und besteht aus einem ovalen, bauchig aufgetriebenen Wohnfach und einem im Verhältnis zu *D. Templum* schwach abgesetzten, niedrigen Aufsatz, dessen Höhe kaum mehr als einem Viertel der ganzen Länge der Schale gleich kommt. Die Durchlöcherung ist im Wesentlichen dieselbe, wie bei *D. Templum*. Nie fehlende Löcher sind, ganz wie bei *D. Templum*, die kleinen Tüpfelporen, ferner die großen Maschenlöcher des Wohnfaches und Aufsatzes. Die typische Zahl von 8 wird von den Maschenlöchern wohl nie erreicht, gewöhnlich zählte ich deren 7, Haeckel giebt sogar nur 5 Maschenlöcher des Aufsatzes an. Die letzteren sind abgerundet-quadratisch, die des Wohnfaches unregelmäßig rundlich-polyedrisch. Bei allen von mir untersuchten Schalen befand sich die Zone der

[1] Dass ich bei Hervorhebung dieser Übereinstimmung an eine phyletische Verwandtschaft nicht im entferntesten denke, ist nach dem bei *Tintinnidium fluviatile* Mitgetheilten selbstverständlich.

Maschenlöcher des Wohnfaches knapp hinter dem Aufsatz, wodurch die Möglichkeit des Auftretens eines besonderen Kranzes von vorderen Zonallöchern ausgeschlossen wird, während hintere Zonallöcher in einem oder mehreren Kränzen, und im letzteren Fall scheinbar regellos zerstreut, vielfach vorkommen.

Von den Varietäten habe ich nur eine abgebildet, bei welcher nur ein Kranz von hinteren Zonallöchern vorhanden ist, von welchen sich aber nur vier entwickelt haben. Vom Kranz der Maschenlöcher des Wohnfaches haben sich ebenfalls nur vier entwickelt, während die fehlenden durch eingeschaltete Zonallöcher vertreten sind. Dieses interessante Verhalten scheint mir auf die Abstammung der *D. Mitra* von *D. Templum* hinzuweisen. Es scheint mir dafür zu sprechen, dass auch der *D. Mitra* eine ererbte Tendenz innewohnt, einen vorderen Kranz von Zonallöchern auszubilden, welche gewissermaßen genöthigt sind, sich, in Folge von unterdrückter Entwicklung des Schalenabschnittes vor den Maschenlöchern des Wohnfaches, zwischen dieselben hineinzuschieben. Wenn man nun die Schale von *D. Mitra* und *D. Templum* vergleicht, so wird man in dieser Auffassung nur noch bestärkt. Das Ergebnis dieser Vergleichung kann kurz in folgende Worte gefasst werden: bei *D. Mitra* ist die Entwicklung der Zone oberhalb der Maschenlöcher des Wohnfaches, so wie die der hinteren Hälfte des Aufsatzes unterdrückt, das Gleichgewicht in der Symmetrie aber durch die stärkere Entwicklung des postäquatorialen Theiles des Wohnfaches hergestellt worden. Die Vermuthung, dass *D. Templum* für eine Stammform angesehen werden soll, scheint mir ferner auch noch durch die Vergleichung der zierlichen *D. Tiara* (Haeckel, 564) von Lanzarote mit *D. Templum* gestützt zu werden; *D. Tiara* ist nämlich ebenfalls auf eine *D. Templum* zurückführbar, welche sich in excessivem Grad in die Länge streckte, und bei welcher sich das Gleichgewicht in der Symmetrie durch Einschaltung zweier Längszonen der Schale herstellte.

Länge der Schale 0,060—0,070, die größte Weite des Wohnfaches 0,046—0,050, die der Mündung 0,041—0,045 mm.

11. *Cyttarocylis Euplectella* n. sp.

(Fig. 8.)

Die von Fol aufgestellte Gattung *Cyttarocylis*, zu welcher genannter Forscher Haeckel's *Dictyocysta Cassis* und eine neue Art von Villafranca, *C. cystellula* rechnet, ist nach ihrem Autor dadurch charak-

terisirt, dass ihre farblose, krystallhelle Schale nur dem Anscheine nach von ganz unregelmäßigen Löchern durchbohrt ist; thatsächlich existiren Löcher gar nicht, sondern die Schale besteht aus zwei structurlosen Lamellen, welche durch eine netzartig vertheilte Zwischensubstanz verbunden sind, zwischen deren Maschen die scheinbaren Löcher durch die feine äußere und innere Lamelle der Schale verschlossen sind und je eine flache Alveole einschließen (Fol, **2.** 31, 55). Darüber, dass die Schalen der Dictyocysten wirklich, die der Gattung *Cyttarocylis* hingegen nur scheinbar durchlöchert sind, verschaffte sich Fol dadurch Gewissheit, dass er die Schalen in einen Tropfen Glycerin legte, welches kleine Partikelchen suspendirt enthielt, und dann durch Druck auf das Deckgläschen eine Strömung hervorrief, wobei er bei den Dictyocysten die suspendirten Partikelchen die Öffnungen der Schale passiren sah, während dieselbe Procedur bei den Cyttarocylen stets zu einem negativen Resultat führte (Fol, **2.** 57). — Ich muss gestehen, dass es mir nicht gelang mit wünschenswerther Sicherheit darüber ins Reine zu kommen, ob die Schalen der Dictyocysten auch wirklich durchbohrt sind, oder wie die der Cyttarocylen nur dem Anscheine nach Löcher tragen. Abgesehen von dieser delicaten Verschiedenheit glaube ich aber, dass zwischen den beiden Gattungen auch noch eine leichter wahrnehmbare Verschiedenheit existirt, und zwar darin bestehend, dass den Cyttarocylen die gehöften Tüpfelporen, welche für die Dictyocysten hoch charakteristisch sind, gänzlich abgehen und dass ihre Alveolen nicht jene regelmäßige Anordnung zeigen, wie die Löcher der Dictyocysten.

Indem ich die Gattung *Cyttarocylis* in diesem Sinne nehme, rechne ich zu ihr eine Tintinnoden-Schale, welche ich nur in einigen Exemplaren antraf.

Die Schale hat fast genau die Form und Größe der *Dictyocysta polymorpha*, und zwar der Varietät mit trichterförmigem Aufsatz, und unterscheidet sich von dieser nur durch ihre Structur: statt der Tüpfelporen hat sie eine netzartige Structur, mit verschieden großen rundlich-polygonalen Maschenräumen, von welchen nur die vordersten, etwas größeren einen regelmäßigen Kranz bilden.

Ich kann die Möglichkeit nicht ausschließen, dass die neapolitanische Form mit Fol's *C. cystellula* eventuell identisch ist; sie unterscheidet sich von letzterer Art nur dadurch, dass ihre Alveolen durchschnittlich größer sind, ferner durch die Abwesenheit größerer Alveolen unterhalb der Äquatorialzone des Wohnfaches, und endlich durch das Fehlen jenes einwärts gebogenen membranösen Anhanges, welcher die

Mündung des Aufsatzes bei *C. cystellula* auszeichnet: alle diese Differenzen können aber möglicherweise der Ausdruck individuellen Variirens sein. Ferner aber kann ich jene Möglichkeit nicht ohne Weiteres ausschließen, dass *C. Euplectella* in den Formenkreis der zum Variiren so überaus geneigten *Dictyocysta polymorpha* gehört: allerdings spricht gegen diese Möglichkeit der Umstand, dass ich das Fehlen der Tüpfelporen bei keiner Varietät der Dictyocysten beobachtete.

Klausenburg, am 3. April 1885.

Verzeichnis der Litteratur.

Claparède, E., et Lachmann, J., Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Vol. I—II. Paris et Genève 1858—59.

Ehrenberg, Chr. G., **1.** in: Monatsber. Akad. Berlin. 1840.

—— **2.** ibid. 1854.

Entz, G., **1.** Über Infusorien des Golfes von Neapel. Diese Zeitschr. 5. Bd. 1884.

—— **2.** Zur Tintinnoden-Litteratur. in: Zool. Anzeiger. 8. Jahrg. Nr. 190. 1885.

Fol, H., **1.** Contribution à la connaissance de la famille des Tintinnodea. in: Arch. Sc. Physiqu. Nat. Genève. (3) Tome 5. 1881.

—— **2.** Sur la famille des Tintinnodea. in: Recueil Z. Suisse. Tome 1. No. 1. 1883.

Haeckel, E., Über einige neue pelagische Infusorien. in: Jena. Zeit. Naturw. 7. Bd. 1873.

Kent, Saville W., A Manual of Infusoria. Vol. 1—2 Text. Vol. 3 Atlas. London 1880—82.

Leidy, J., Fresh-Water Rhizopods of North-America. Washington. 1879.

Müller, J., Über den Bau des *Pentacrinus caput Medusae*. in: Abhandl. Akad. Berlin. 1841.

Stein, Fr., **1.** Der Organismus der Infusionsthiere. I. Abth. Leipzig. 1859.

—— **2.** Der Organismus. II. Abth. 1867.

—— **3.** Der Organismus. III. Abth. II. Hälfte. 1883.

Sterki, V., **1.** Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. 31. Bd. 1878.

—— **2.** *Tintinnus semiciliatus*. ibid. 32. Bd. 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 13.

Fig. 1—9. *Tintinnidium fluviatile.*

Fig. 1. Schwärmendes Exemplar mit dem sichelförmigen Schwanzanhang. Vergr. HARTNACK Oc. 2. Obj. 9.

Fig. 2. Ein Exemplar innerhalb seiner wohlausgebildeten Hülse im Moment, wo es in die Hülse zurückschnellt, mit einer *Chlamydomonas* im Schlunde; von der Dorsalseite gesehen. Vergr. H. 2. 9.

Fig. 3. Zwei Exemplare innerhalb der langen mütterlichen Hülse, deren Hinterende durch das hintere Exemplar abgerissen wird. Vergr. H. 2. 9.

Fig. 4. Scheitelansicht eines Exemplars während der Ausscheidung der Hülse. Vergr. H. 2. 9.

Fig. 5. Ein Exemplar innerhalb einer noch ganz kurzen, fingerhutförmigen Hülse. Vergr. H. 2. 9.

Fig. 6. Schwärmendes Exemplar mit scheibenförmig abgeflachtem Schwanzende. Vergr. H. 2. 9.

Fig. 7. Ein Exemplar in voller Entfaltung des Peristoms in den ersten Stadien der Theilung, von der Ventralseite gesehen. Von dem Kranz der adoralen Wimpern ist nur der dorsale, von den paroralen nur der ventrale Bogen gezeichnet. Vergr. H. 4. 9.

Fig. 8. Eine adorale Wimper.

Fig. 9. Optischer Durchschnitt des adoralen und paroralen Wimperkranzes.

Fig. 10—16. *Codonella lacustris.*

Fig. 10. Schale mit dem Thier, bei Einstellung des Mikroskopes auf die oberflächliche Schicht der Kieselplättchen. Vergr. H. 4. 8.

Fig. 11. Dieselbe Schale bei Einstellung auf die zellenähnliche Mosaik.

Fig. 12. Leere Schale. Vergr. H. 4. 8.

Fig. 13. Frontalansicht einer leeren Schale. Vergr. H. 4. 7.

Fig. 14. Leere Schale. Vergr. H. 4. 7.

Fig. 15. Schale ohne, Fig. 16. dieselbe mit dem Thier. Vergr. H. 4. 8.

Tafel 14.

Fig. 1—5. *Dictyocysta polymorpha.* Vergr. H. 4. 5.

Fig. 6. Die Tüpfelporen der Schale derselben *Dictyocysta*; die vier oberen bei oberflächlicher, die drei unteren bei tiefer Einstellung. Ideal vergrößert.

Fig. 7. Optischer Durchschnitt der Schale derselben *Dictyocysta.* Ideal vergrößert.

Fig. 8. *Cyttarocylis Euplectella.* Vergr. H. 4. 5.

Fig. 9. *Dictyocysta millepora.* Vergr. H. 4. 7.

Fig. 10—11. *Tintinnus Claparèdii.* Vergr. H. 4. 5.

Fig. 12. *Tintinnus Lusus undae.* Vergr. H. 4. 5.
Fig. 13. *Tintinnus acuminatus.* Vergr. H. 4. 5.
Fig. 14. *Codonella Lagenula.* Vergr. H. 4. 8.
Fig. 15. *Codonella Campanula.* Vergr. H. 4. 5.
Fig. 16—17. *Codonella beroïdea.* Vergr. H. 4. 5.
Fig. 18—21 und 23. *Dictyocysta Templum.* Vergr. Fig. 18—21. H. 4. 7. Fig. 23. H. 4. 5.
Fig. 22. *Dictyocysta Mitra.* Vergr. H. 4. 7.

Die unpaaren Flossen der Selachier.

Von

Paul Mayer
in Neapel.

Mit Tafel 15—19.

In einem der früheren Hefte dieser Zeitschrift behandelt Dohrn[1] unter anderen Problemen der Vertebratenmorphologie auch dasjenige der Entstehung und Bedeutung der Flossen. Im Gegensatze zu seinen Vorgängern, welche theils für die Extremitäten umgewandelte Kiemenbogen und Kiemenstrahlen in Anspruch nehmen, theils sie auf Faltenbildungen zurückführen wollen, sucht Dohrn wie in dem ganzen Wirbelthierkörper so auch in seinen Anhängen noch die Spuren von annelidenähnlichen Structuren nachzuweisen. Er widerlegt mit Erfolg die Gegenbaur'sche Archipterygiumtheorie, indem er zeigt, dass die paaren Flossen einer Reihe von Metameren den Ursprung verdanken, von denen jedes »ein Flossenelement, bestehend aus zwei dorsalen und zwei ventralen Muskelbündeln, zwei Knorpelstrahlen und einem zugehörigen Spinalnervenast,« liefert (p. 169). Er zeigt ferner, dass auch die zwischen Brust- und Bauchflosse gelegenen Metamere genau in derselben Weise, wie es die für die Flossenmusculatur verwendeten Myotome thun, je zwei Muskelknospen produciren, die aber im Verlaufe der Entwicklung zu Grunde gehen. Dass diese von ihm entdeckte Thatsache, die ich durchaus bestätigen kann (s. unten und Taf. 15 Fig. 17), die Theorie von den Seitenfalten nur zu stützen geeignet sei, ist natürlich Dohrn

[1] A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd. 1884. p. 161—195 Taf. 8 u. 9.

nicht entgangen, und er spricht dies auch unumwunden aus, freilich, um sofort an die Widerlegung der von Thacher, Mivart und Balfour vorgebrachten Gründe in folgender Weise heranzutreten. Die beiden Linien, welche von der Brust- zu der ihr entsprechenden Bauchflosse gezogen werden und den supponirten Seitenfalten entsprechen, laufen nicht parallel, sondern convergiren nach dem After zu. Im Niveau dieser Linien werfen die Myotome ihre Knospen ab, die theils für die Flossenmusculatur bestimmt sind, theils zu Grunde gehen; aber auch hinter dem After thun sie dies, und diese postanalen Muskelknospen bilden ein starkes Argument dafür, dass die ventrale unpaare Flosse von Hause aus paar gewesen ist. So lange nämlich noch der Darm den ganzen Schwanz durchzog und erst am Körperende ausmündete, verhielten sich auch die an ihm befindlichen ventralen Extremitäten wie die am Rumpfe, d. h. sie waren seitlich angebracht; erst als der heutige After sich gebildet hatte und der postanale, außer Function gesetzte Darmabschnitt der Resorption verfallen war, konnten die beiden seitlichen Schwanzflossen in der ventralen Mittellinie zur unpaaren verschmelzen. Der Ausfall des Darmes hatte eben auch einen Ausfall des entsprechenden Stückes der Leibeshöhle zur Folge; somit schwand das Hindernis für die Vereinigung der seitlichen Flossen in der Mediane. Es hat demnach weder am Rumpfe noch am Schwanze eine ventrale unpaare Falte bestanden. In ähnlicher Weise verhält es sich mit dem Rücken, für welchen eine gleichfalls unpaare Falte angenommen war. Dohrn zeigt, dass die Musculatur der dorsalen Flossen durch »Abwerfen oder Abschnürung von Muskelknospen aus dem dorsalen Ende der Myotome« (p. 173) entsteht, also wie bei der ventralen; mithin hat auch die dorsale ursprünglich nicht in der Mittellinie gelegen, sondern ist aus zwei seitlichen entstanden. Wie nun ventral der Ausfall des Darmes, so hat dorsal die Aufbiegung des ursprünglich plattenförmigen Rückenmarkes zu einem Rohre die anfänglich stark seitlich gelegenen Falten einander bis zur Verschmelzung genähert. Indessen Dohrn bestreitet, einmal so weit gediehen, nun auch die Existenz seitlicher »Flossenfalten«, wie sie die oben genannte Autorentrias angenommen, durchaus. Für ihn ist nicht nur der Rumpf und Schwanz segmentirt, sondern sind auch die Anhänge metamere Bildungen, mithin verwandeln sich die seitlichen Falten in »ursprünglich metamerisch getrennte Fortsätze der Segmente«, d. h. in Parapodien, die sich allmählich in die heutigen Flossen umbildeten (p. 179).

So weit Dohrn. Näher auf seine Darlegungen sowohl als auf die der anderen Autoren brauche ich an dieser Stelle nicht einzugehen, da

ich weiter unten noch oft genug Gelegenheit dazu finden werde. Wohl aber möchte ich nicht versäumen, schon hier zu erklären, dass ich mich im Wesentlichen ihm anschließen kann. Hierzu bewegt mich einmal das Resultat einer Nachprüfung seiner Angaben über die thatsächlichen Verhältnisse bei der Entwicklung der unpaaren Flossen, das bei manchen Divergenzen in den Einzelheiten doch auf eine Bestätigung derselben hinausläuft; ferner aber auch der Umstand, dass es mir geglückt ist, in der Embryogenese einer Gruppe der Selachier noch unzweifelhafte Spuren eines Organes aufzufinden, das für die Anneliden charakteristisch ist, nämlich von Parapodien. Falls ich mit dieser Anschauung Recht behalte, so würde die Theorie von der Blutsverwandtschaft zwischen Wirbelthieren und Ringelwürmern (s. ampl.) eine neue Stütze gewinnen. Ich schiebe daher auch die Beschreibung des Baues und der Entstehung der unpaaren Flossen noch einstweilen auf und behandle zuerst das, was ich nennen möchte,

Parapodiale Bildungen bei Selachiern.

Unter dieser Bezeichnung will ich eine Reihe von Organen verstanden wissen, die während des Embryonallebens einiger Haie auftreten, keine oder doch gewiss nur eine unbedeutende Function für den Embryo, bestimmt keine Function für das freilebende Thier haben und auch nicht lange nach dem Ausschlüpfen aus dem Eie zu Grunde gehen. Sie finden sich unter den mir bekannt gewordenen Selachiern nur bei *Pristiurus* und *Scyllium* vor, deren Embryonalentwicklung, wie unten nachgewiesen werden soll, die geringsten Spuren von Verkürzung aufweist, und fehlen also nicht nur bei allen lebendig gebärenden Haien und Rochen, sondern auch bei den Gattungen unter den Rochen, welche ihre Eier ablegen (*Raja* u. A. m.). Ich möchte jedoch die letzte Behauptung nicht mit aller Bestimmtheit wagen, weil junge Stadien von Rochen mir nicht zu Gesichte gekommen sind; da aber sämmtliche ältere Embryonen keine Andeutungen mehr von ihnen tragen, so darf mit ziemlicher Sicherheit ihr gänzliches Fehlen angenommen werden.

Auf besagte Organe wurde ich zuerst aufmerksam, als ich einen schon ziemlich großen Embryo von *Scyllium stellare* (*catulus*) unter dem Präparirmikroskope betrachtete, um ihn vor der Einbettung behufs des Schneidens zu skizziren. Ich glaubte zunächst eine Missbildung oder eine Verletzung vor mir zu haben und wurde in dieser Meinung durch

den Umstand bestärkt, dass die früheren Autoren über Haientwicklung, darunter auch Balfour, ihrer nicht Erwähnung thun, obwohl ihnen gewiss *Scyllium* und *Pristiurus* auf den richtigen Stadien oft genug durch die Hände gegangen sein werden[1]. Indessen sind die Organe durchaus constant und gestatten sogar durch ihre charakteristische Form die Bestimmung des Genus, welchem der Embryo angehört. Wie Taf. 15 Fig. 7 zeigt, ist das Ende des Schwanzes nicht etwa drehrund, so dass der Querschnitt ein Kreis oder eine Ellipse wäre, sondern deutlich vierkantig. Und zwar verlaufen zwei Kanten dorsal, die anderen ventral. Jede von ihnen zeigt eine Reihe von Erhebungen, die je weiter man nach hinten zu geht, um so mehr hervortreten und sich bei näherem Zusehen als eigenthümlich geformte Hautbildungen herausstellen, die ich ihrer Gestalt wegen Hautknöpfe nennen möchte. Als solche entstehen sie in besonderen taschenartigen Ausstülpungen der Haut und durchbrechen sie, um mit ihrer Oberfläche nach außen zu gelangen. Was sie aber von den gewöhnlichen Hautzähnen unterscheidet, ist ihre Beziehung zur Musculatur. Ehe ich jedoch über diese berichte, möchte ich die Entstehung der Knöpfe im Verlaufe der Ontogenese besprechen und zugleich eine Schilderung der Schwanzspitze versuchen, da dieselbe auch noch durch andere Merkwürdigkeiten sich von den weiter nach vorn gelegenen Theilen des Schwanzes unterscheidet.

Man untersucht die fragliche Stelle am besten an den Embryonen von *S. stellare*, weil hier in Folge der vergleichsweise enormen Größe derselben alle Theile leichter deutlich werden. Querschnitte von etwa 7—10 μ Dicke reichen hierzu aus, namentlich wenn sie von Längsschnitten, die erheblich dicker sein können, unterstützt werden. Auf einem Stadium nun, das etwa dem *G* von Balfour entspricht, reicht der Flossensaum bis hinten an das Ende des Schwanzes und besteht gleich der ganzen Haut in dieser Gegend aus einer einzigen Schicht Zellen, die aber nur am Saume mehr cylindrisch, sonst ganz platt sind (Taf. 17 Fig. 3). Genannter Saum reicht, wie hier gleich bemerkt werden mag, nach vorn dorsal, bis etwa zur Mitte des Thieres, ist hingegen ventral nur äußerst schwach entwickelt. Das Nervenrohr ist schon geschlossen, geht aber hinten noch in den Darm über. Es liegt noch unmittelbar der Haut an. Allmählich wird nun die Haut zweischichtig

[1] Die älteren Schriftsteller hierüber habe ich nicht einsehen können. Joh. Müller erwähnt in seiner Abhandlung über den *Mustelus* (Titel s. unten p. 225 Anm. 1) p. 58: »Abbildungen von Scyllien-Fötus mit Dottersack geben Duhamel, Klein, Home, Edwards und Mayer.«

(Taf. 17 Fig. 8) und schiebt sich zwischen sie und das Rückenmark eine Lage Mesodermzellen ein, die ohne jegliche Anordnung dorthin zu wandern scheinen, jedenfalls keine Andeutung bilateraler Symmetrie im Bereiche der künftigen Schwanzflosse erkennen lassen. Auf diesem Stadium, das ich als das 1. bezeichnen will, ist von den Knöpfen oder auch nur von ihren Anlagen noch nichts zu erkennen. Dies gilt auch noch von dem 2. Stadium, welches sich dadurch charakterisiren lässt, dass auf ihm die paaren Flossen sich anlegen. Hier ist die Epidermis am Schwanze schon zwei- bis dreischichtig; der postanale Darm beginnt sich zurückzubilden und zwar ist sein Lumen hinten noch ziemlich bedeutend, mehr nach vorn geringer und sogar stellenweise ganz verschwunden (Taf. 16 Fig. 6 und 15 *p*).

Ein durchaus anderes Bild gewähren die Embryonen des 3. Stadiums von 20—25 mm Länge, die etwa dem BALFOUR'schen *L* entsprechen. Die Chorda ist ganz hinten außerordentlich umfangreich und nimmt den größten Theil des Querschnittes ein. Wie Längsschnitte zeigen, ist sie ganz unregelmäßig gekrümmt, so dass von Heterocercie noch eben so wenig die Rede sein kann wie von Homocercie. Auch liegt sie bald mehr bald weniger seitlich. Umgeben ist sie von ungeheuren Bluträumen, die gleichfalls ohne bestimmte Richtung das lockere Mesodermgewebe durchsetzen. Weiter findet sich in dieser Region des Schwanzes nichts von inneren Organen vor, denn Darm und Nervenrohr fehlen. Dagegen nehmen unsere Aufmerksamkeit die Anlagen der Knöpfe gefangen, die hier mitunter alle vier auf einem Schnitte zu sehen sind, und zwar einander so nahe, dass die beiden dorsalen sich in der Mittellinie fast berühren und eben so die beiden ventralen (Taf. 17 Fig. 6). Die äußerste Lage der Epidermis, aus einer Schicht Cylinderzellen mit sehr deutlichen Zellgrenzen bestehend, geht über die Anlagen der Knöpfe glatt hinweg; weiter nach innen folgen mehrere Schichten platter, sich in einander schiebender Zellen mit weniger scharfen Grenzen, während zuletzt die innerste Schicht der Epidermis wiederum von einem schönen Cylinderepithel gebildet wird (Taf. 17 Fig. 2). Dieses ist offenbar dazu bestimmt, den Knopf oder wenigstens seine äußere Wandung — den Schmelz — abzuscheiden, was mir daraus hervorzugehen scheint, dass in dem Maße, wie derselbe an Größe zunimmt, die Zellen ihre Höhe verlieren und zuletzt zu ganz flachen Gebilden werden (Taf. 17 Fig. 1). Dagegen ist das Innere des Knopfes wohl ein Product des Mesoderms: während der Bildung wandern Zellen desselben hinein, sind später aber dort nicht mehr vorhanden, also entweder zu Grunde gegangen oder nach Abscheidung der Knopfmasse allmählich wieder in das Innere des

Schwanzes zurückgetreten. Wie man sieht, bin ich hier zu denselben Resultaten wie O. Hertwig[1] gelangt.

Da die Knöpfe in der Richtung von hinten nach vorn entstehen, die hintersten somit die ältesten sind (vgl. die Längsschnitte auf Taf. 16 Fig. 10 und 10a), so trifft man sie auf den Schnitten durch Embryonen des 3. Stadiums weiter nach vorn noch kaum entwickelt an. Hier zeigt sich denn nun auch das Rückenmark, aber durchaus nicht etwa in Gestalt eines Rohres, sondern als eine Rinne (Fig. 16), deren Öffnung auch nicht immer nach dem Rücken, vielmehr häufig genug nach der Seite zu schaut. Es kommt sogar vor, dass auf einigen Schnitten die Rinne wieder ganz verschwindet und dann von Neuem auftritt; man sieht also, dass schon auf diesen jungen Stadien die inneren Organe, kaum erst angelegt, der Rückbildung verfallen, wie es für den postanalen Darm längst bekannt ist. Auch noch weiter nach vorn, wenn bereits ein völliges Rohr vorliegt, ist dies stellenweise dorsal oder seitlich offen. Von der Chorda steht es meist weit ab. Der Verschluss des Canales zu einem Rohre wird hier übrigens durch Riesenzellen bewirkt, über die ich weiter unten noch Einiges beibringen werde. Zugleich mit dem Nervenrohre macht sich auf den Schnitten auch die Musculatur bemerkbar; sie beschränkt sich aber auf die beiden Seiten der Chorda und steht somit von den Anlagen der Knöpfe ziemlich weit ab. Anders noch mehr nach vorn: hier tritt sie mit ihrem embryonalen Theile, den man mit Dohrn als Knospe bezeichnen kann, dem Mesoderm des Knopfes immer näher und rückt schließlich sogar in seine Basis hinein (Taf. 16 Fig. 9, Taf. 17 Fig. 2). Dieses für die phylogenetische Bedeutung der Knöpfe ausschlaggebende Factum lässt sich in unzweifelhafter Weise an einer ganzen Reihe von Schnitten ohne die geringsten Schwierigkeiten feststellen. Die äußere Wand der bis dahin geschlossenen Knospe, d. h. des Endes des hier noch schlauchförmigen Myotomes, öffnet sich und verschmilzt mit dem in der Basis des Knopfes gelegenen Mesoderm; mit

[1] O. Hertwig, Über das Hautskelett der Fische. in: Morph. Jahrb. 2. Bd. 1876 p. 328 ff. Behandelt vorzugsweise Siluroiden und Acipenseriden, giebt jedoch auf Taf. 28 Fig. 6 eine Abbildung und auf p. 368 die Beschreibung eines Schnittes durch einen *Acanthias*-Embryo, an welchem die Anlagen der Placoidschuppen zu sehen sind. Ausführlicher behandelt er das Thema in der Arbeit: Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. in: Jena. Zeit. Naturw. 8. Bd. 1874 p. 331—404 Taf. 12 u. 13. Allgemeines Resultat p. 362: »Die Placoidschuppen entstehen aus einer Anlage, die von zwei Gewebsarten gebildet wird: 1) von einem dem mittleren Keimblatt entstammenden, eine Papille liefernden Keimgewebe (Dentinkeim) und 2) von einem dem oberen Keimblatt entstammenden Epithelialüberzug (der Schmelzmembran).«

anderen Worten also zu den als Hautgebilde aufzufassenden Knöpfen treten embryonale Muskeln. Eine gewisse nicht unbedeutende Einschränkung muss dieser Satz allerdings erleiden: die hintersten, ältesten Knöpfe erhalten keine Musculatur. Ich möchte jedoch dieses Verhältnis schon als ein regressives auffassen. Hierzu bewegt mich das Verhalten der Schwanzspitze bei noch älteren Embryonen, welche dem 4. Stadium — dem mit frei aus der Haut hervorragenden Knöpfen — angehören. Ganz hinten nämlich fehlt die Musculatur gleich dem Nervenrohre durchaus; etwas mehr nach vorn ist sie vorhanden, aber nicht mehr embryonal, sondern schon deutlich quergestreift. Sie ragt hier nicht über das Gebiet des Skelettes heraus, das aus der Chorda mit einem ventralen und einem dorsalen Fortsatze besteht, bleibt also weit von den Knöpfen entfernt. Doch fehlt auch hier das Rückenmark, das auf früheren Stadien vorhanden war und jetzt erst noch weiter nach vorn sich zeigt (Taf. 16 Fig. 16), mithin auf Rückbildungen in dieser Region hinweist. Die Muskelknospen, welche zu den vorderen Knöpfen gegangen waren, sind dort nur noch in Spuren vorhanden und haben es jedenfalls nicht zur Bildung echter Muskelsubstanz gebracht. Bewegt werden also die Knöpfe nicht, da sowohl ihre Muskeln kaum über den Zustand des embryonalen Gewebes hinauskommen als auch sie selbst erst später aus der Haut hervorbrechen. Letzterer Vorgang ist übrigens ganz einfach: die Haut verdünnt sich über ihnen, reißt schließlich ein und steht in Fetzen rechts und links ab.

Die fertigen Knöpfe ragen aus der geborstenen Haut mit ihrem freien Ende nur wenig hervor, da ihr Stiel kurz ist. Auf der Innenseite sind sie der Haut mit einer breiten Platte eingefügt. Das hervorragende Ende ist bei *Pristiurus* spitzig und dreikantig, bei *Scillium* in beiden Arten breit und platt. Ihre Zahl scheint nach den Individuen ein wenig zu variiren. Ich habe mir folgende Angaben hierüber notirt: Bei *S. stellare* sind auf jeder Seite dorsal höchstens 18, ventral 14 Knöpfe in jeder Reihe, im Ganzen also reichlich 60 vorhanden, bei *S. canicula* dorsal 11, ventral 8, also noch nicht 40, bei *Pristiurus melanostomus* erheblich weniger, nämlich höchstens 6 dorsal und 5 ventral, also etwas mehr als 20 im Ganzen. Die dorsalen Reihen dehnen sich (vgl. Taf. 15 Fig. 7) weiter nach vorn aus als die ventralen.

Eine Frage, die sich sofort aufdrängt, ist die: sind die Knöpfe unregelmäßig auf der Oberfläche der Schwanzspitze vertheilt oder sind es segmentale Bildungen? Ganz leicht ist die Entscheidung nicht, ich glaube aber doch für die letztere Alternative eintreten zu können. In der Region, welcher sie angehören, ist nämlich die Chorda ungegliedert,

ferner fehlen hier deutliche Begrenzungen der Myotome, und von Spinalganglien ist, wie ich weiter unten noch zu zeigen haben werde, erst recht keine Rede. Wenn ich jedoch auf Horizontalschnitten (Taf. 16 Fig. 10 u. 10 a) die Länge der Wirbel, da wo sie noch deutlich getrennt vorliegen, mit der Entfernung der Knöpfe von einander vergleiche, so komme ich zu dem Resultate, dass sie streng segmental stehen, was sich ja auch nach ihren Beziehungen zur Musculatur von vorn herein erwarten ließ. Auf späten Stadien reicht allerdings das Knorpelskelett auch in die Region der Knöpfe hinein, indessen haben alsdann die letzteren schon ihre frühere regelmäßige Anordnung aufgegeben und stehen nicht mehr in geraden, sondern in gekrümmten Längsreihen (Taf. 15 Fig. 7 a).

Eine zweite, nicht minder wichtige Frage ist diese: erfüllen die Knöpfe irgend eine Function? Dies führt mich zunächst darauf, ihr weiteres Schicksal zu besprechen. Ich erwähnte schon, dass sie nur bei *Scyllium* und *Pristiurus* vorkommen. Von letzterer Gattung habe ich bisher noch keine kleinen Exemplare untersuchen können, weiß also nicht, wann die Rückbildung vor sich geht. Bei den zwei *Scyllium*-Arten des Golfes jedoch kann ich mit Bestimmtheit angeben, dass nicht etwa nur die Knöpfe, sondern das ganze Schwanzstück, auf dem sie sitzen, eingeht — d. h. entweder abgestoßen oder resorbirt wird. Schon an Embryonen von *S. canicula*, die bei etwa 7 cm Länge dem Ausschlüpfen ganz nahe sind, ist es zwar nicht leicht, die Knöpfe noch von den inzwischen auf der ganzen Haut aufgetretenen Zähnen und Stacheln zu unterscheiden, indessen sind sie noch vorhanden. Nur hat bereits die Schwanzflosse mit ihrem dorsalen und ventralen Lappen die früher frei hervorragende Spitze zwischen sich genommen. Bei jungen Thieren schreitet dieser Process fort, und es ist nicht schwer zu verfolgen, wie allmählich die Spitze ganz zu Grunde geht (vgl. die Abbildungen auf Taf. 15). In gleicher Weise sind bei *S. stellare* von 14 cm Länge, an denen noch eine Spur des Dottersackes bemerklich ist, die Knöpfe sammt dem sie tragenden Theile noch vorhanden, dagegen bei älteren von 18 cm Länge verschwunden. Hieraus dürfte wohl mit aller Sicherheit hervorgehen, dass für die ausgeschlüpften Thiere die fraglichen Organe keinerlei Bedeutung mehr haben. Nicht anders wird es sich mit den Embryonen verhalten. Zuerst freilich glaubte ich eine Function für sie aufgefunden zu haben. Beobachtet man nämlich einen jungen Haifisch im Ei, so wird man leicht gewahr, dass er mit der Schwanzspitze fortwährend am Dottersacke entlang peitscht, und zwar mit ziemlicher Kraft. Ich erinnerte mich nun der Angabe Dohrn's (p. 138), der

zufolge in den äußeren Kiemenfäden Dotter vorhanden sein solle, und bildete mir hieraus die Anschauung, die Knöpfe mit ihren scharfen Rändern seien vielleicht dazu bestimmt, die Haut des Dottersackes anzuritzen oder wenigstens abzureiben, um so dem Dotter den Übergang in den Hohlraum der Eischale zu erleichtern. In der That fällt das Auftreten des »Dotters« in den Kiemenfäden zeitlich mit dem Hervorbrechen der Knöpfe aus ihren Hauttaschen zusammen. Hiervon habe ich mich durch Betrachtung sämmtlicher mir in Schnittserien vorliegenden Embryonen aus den betreffenden Altersstufen überzeugt. Indessen die Sache liegt doch einigermaßen anders. Zunächst giebt Dohrn selbst an, er habe »diese Dottermasse sowohl bei Haien wie bei Rochen gefunden und eben so bei eierlegenden wie bei lebendig gebärenden«; da nun die Knöpfe nur bei den drei schon oft von mir erwähnten Arten vorhanden sind, so ist meine Vermuthung hinfällig. Dann aber stammt diese »Dottermasse« oder »Dotteremulsion« höchst wahrscheinlich nicht aus dem Dottersacke her, sondern ist albuminoider Natur und wohl nichts Anderes als das sogenannte Eiweiß [1], welches den Dotter umgiebt. Krukenberg [2] sagt darüber (p. 75), in der gallertigen Flüssigkeit, welche das Ei umgebe, sei kein gelöstes Eiweiß vorhanden, wohl aber bestehen die Häute dieser Gallerte aus einem eiweißartigen Körper. Ich kann ihm hierin nur Recht geben. Bei eben abgelegten Eiern ist, wie ich finde, der Inhalt der Eischale — vom Dotter natürlich abgesehen — eine zähe, dickliche, schwach trübe, nur schwer filtrirbare Masse. Beim Kochen unter Zusatz von Salpetersäure trübt sich das Filtrat nur ganz unbedeutend, enthält also höchstens Spuren von Albuminaten, dagegen giebt der auf dem Filter bleibende Rückstand — die »Häute der Gallerte« — unzweifelhafte Eiweißreactionen. Zu dieser Zeit ist die Eischale noch geschlossen. Später wird die Gallerte dün-

---

[1] Als solches bezeichnet es Joh. Müller in seiner Abhandlung »Über den glatten Hai des Aristoteles und über die Verschiedenheiten unter den Haifischen und Rochen in der Entwicklung des Eies«. Berlin 1842 p. 57; er nennt es »consistent«. Für *Mustelus* giebt er p. 36 die Menge des »gelösten Eiweißes« zu 0,7% an.

[2] C. Fr. W. Krukenberg, Vergleichend-physiologische Studien. Experimentelle Untersuchungen. 2. Reihe, 1. Abtheilung. Heidelberg 1882. p. 69 ff. Ich entnehme K. die Angabe, dass Alb. Perugia (Note sullo sviluppo dell' *Acanthias vulgaris*. in: Boll. Soc. Adriat. Sc. N. Trieste Vol. 5. 1879 p. 8—17) für die Eiflüssigkeit von *A.* 4,27%, von *Galeus canis* 1,69% und von *Mustelus laevis* 5,14% Eiweiß verzeichnet, und finde es ganz gerechtfertigt, wenn er sagt: »was als Eiweiß in den Analysen von Perugia aufgeführt ist, wird sich voraussichtlich ebenfalls nur auf die Membranen beziehen können, welche der Masse ihre gallertige Beschaffenheit verleihen«.

ner, sei es nun, dass sie sich von selbst verflüssigt, sei es dass allmählich Seewasser von außen eindringt, was ja geschehen kann, schon ehe die seitlichen Schlitze an der Schale sich öffnen, wie dies auf späten Stadien geschieht. Diese theils mucöse, theils albuminoide Masse nun wird ohne Zweifel von den äußeren Kiemen des Embryo aufgenommen; wenigstens deutet das Aussehen des Kiemeninhaltes auf Schnitten nur auf solche Materie, nicht aber auf Dotter hin. Im Ei von *Raja*, dessen Embryonen mir bisher immer ohne Knöpfe zu Gesichte gekommen sind, ist ebenfalls eine Gallerte um den Dotter vorhanden, mithin ist auch kaum anzunehmen, dass die Knöpfe etwa dazu dienen sollten, die Häute der Gallerte zu zerreißen.

Wenn also die Knöpfe für das ausgeschlüpfte Thier ganz bestimmt und für den Embryo höchst wahrscheinlich keine Function mehr erfüllen, welche Bedeutung mögen sie denn überhaupt haben? Neuerwerbungen, die innerhalb der Familie der Scylliiden aufgetreten sind, können es nicht sein, mithin müssen es Reste früherer Bildungen vorstellen und als solche dürfen sie einen beträchtlichen phylogenetischen Werth beanspruchen. Berücksichtigt man nun ihre Lagerung in zwei ventro- und zwei dorsolateralen Reihen, ihre streng segmentale Anordnung, ihre Verbindung endlich mit Muskeln, so wird man wohl nicht fehl gehen, wenn man sie als Überreste von Parapodien deutet. Mir wenigstens ist zur Zeit kein Organ bei Wirbelthieren und denjenigen Wirbellosen, die hier überhaupt herangezogen werden dürfen, bekannt, auf das sie sich leichter beziehen ließen, als gerade auf die Parapodien. Dass die Knöpfe selbst die Gestalt von Borsten, Paleen etc. nicht haben, dass überhaupt jedes Parapodoid, wenn dieser Ausdruck erlaubt ist, nicht eine Vielheit von Borsten etc. besitzt, wie bei den Anneliden, wird kaum Verwunderung erregen, denn eine so getreue Vererbung annelidenähnlicher Structuren kann man doch nicht erwarten; auch der Umstand, dass die Muskeln embryonal bleiben, und die Knöpfe zu keiner Zeit ihrer Existenz activ beweglich sind, ist weiter nicht auffällig, wenn man bedenkt, dass sie bei ihrer relativen Kleinheit für den ausgeschlüpften jungen Hai weder als Bewegungs- noch als Schutz- oder sonstiges Organ von irgend einem Nutzen sein können.

Es ist leicht erklärlich, dass ich nach dem Funde der Parapodoide es mir sehr angelegen sein ließ, auch noch die anderen Körpertheile der Embryonen auf ähnliche Bildungen speciell zu untersuchen. In gleicher Prägnanz wie auf der Schwanzspitze habe ich sie freilich nirgendwo entdecken können, überhaupt scheint die ganze ventrale Seite

des übrigen Körpers davon frei zu sein. Immerhin wäre es möglich, dass innerhalb der an Gattungen und Arten reichen Familie der Scylliiden, die wohl sämmtlich ovipar sein werden, sich Formen finden lassen, die in dieser Beziehung noch conservativer sind, als die beiden *Scyllium* und der *Pristiurus* aus dem Mittelmeere. Aber ich möchte bei diesen dreien wenigstens am Dorsaltheile des Rumpfes ähnliche Bildungen hierherziehen. Diese sind bereits von De Filippi gesehen und natürlich auch gleich dazu benutzt worden, die beiden mit ihnen versehenen jungen Exemplare als eine eigene Art *S. acanthonotum* zu beschreiben. Günther [1] hat darauf die betreffenden Bildungen ausdrücklich als embryonal bezeichnet und die fragwürdige Art mit vollem Rechte eingezogen. Es handelt sich hier (Taf. 15 Fig. 2, 3, 6) ebenfalls um Hautzähne, die gleich den Parapodoiden segmental angeordnet sind und auch dorsolateral an einer Stelle stehen, welche genau der dorsolateralen Reihe der Parapodoide entspricht. Sie treten beim Embryo ganz früh auf, geraume Zeit bevor sich eine Spur der übrigen Hautzähne zeigt (Taf. 15 Fig. 1), und bleiben auch lange noch vor diesen durch ihre Größe ausgezeichnet, bis sie bei jungen freilebenden Thieren unkenntlich werden, ohne jedoch darum, gleich den Parapodoiden, abzufallen, sondern lediglich dadurch, dass die Hautzähne in ihrer Umgebung dieselbe Größe erreichen. Muskeln treten aber nicht an sie heran, denn zu der Zeit ihrer Entstehung ist dort keinerlei embryonaler Muskelrest mehr vorhanden. Was mich gleichwohl in meiner Auffassung von ihrer Werthigkeit als Parapodoide nicht wankend macht, ist ein anscheinend geringfügiger Umstand. Die beiden Reihen beginnen nämlich hinten genau dort wo die vordere Dorsalis vorn endet, setzen sie also gewissermaßen fort. Dies gilt für alle drei Arten, einerlei wie weit sich der provisorische Flossensaum weiter nach vorn erstrecken möge. Die Reihen hören vorn in der Höhe der Kiemen auf, benutzen also den ganzen Rumpf bis zum Beginn der vorderen Dorsalis. Ihre Anzahl ist für die Art constant und auch nur

---

[1] Albert Günther, Catalogue of the Fishes in the British Museum. Vol. 8. London 1870 p. 403: »This name has been given to a foetal example from the Mediterranean, with a double series of spines along the back. Such spines are found in the embryos of a number of species of *Scyllium*, *Chimaera* etc. The specimen examined by Filippi was either a *Sc. stellare* or *canicula*.« Günther giebt ausdrücklich diese Zähne an für *S. Bürgeri* und für *Callorhynchus antarcticus* (hier stehen sie auf »the crown of the head, and on the back of the trunk and tail«). Aug. Duméril (Histoire naturelle des Poissons ou Ichthyologie générale. Tome I Elasmobranches. I. Partie. Paris 1865 p. 694 Taf. 14 Fig. 4) bildet sie für *C. Peronii* ab. Sie stehen hier auf dem Kopfe und sowohl vor wie hinter der zweiten Dorsalis, also genau da, wo keine unpaare Flosse vorkommt.

ziemlich geringen individuellen Schwankungen unterworfen; bei *Pristiurus* constatire ich etwa 20, bei *S. canicula*, als der kleineren Art, 27—31, bei *S. stellare* dagegen 34—38 in jeder Reihe.

Bekannt ist, dass bei den erwachsenen Rochen sowohl auf der Rumpfscheibe als besonders auf dem Schwanze enorme Hautstacheln theils isolirt, theils in Reihen regelmäßig angeordnet vorkommen. Wie viel von diesen Bildungen hierher zu beziehen ist, lässt sich ohne genaue Untersuchung der Embryonalstadien natürlich nicht ermitteln, und damit wird es mangels geeigneten Materiales wohl noch auf lange gute Wege haben. Die wenigen Stadien von nicht genauer bestimmten Rochen ergeben nichts für unseren Zweck Brauchbares. Dasselbe gilt für *Cheiloscyllium*, wo sowohl mediane als laterale Kiele vorkommen. Es bedarf übrigens wohl kaum der ausdrücklichen Erwähnung, dass weder bei *Torpedo* noch bei *Mustelus* oder irgend einem anderen Embryo eines viviparen Selachiers von Parapodoiden am Rumpfe oder Schwanze sich irgend eine Spur gezeigt hat. Leider haben mir von den Notidaniden keine Jugendformen zur Verfügung gestanden.

Eine andere Eigenthümlichkeit, die ich bis jetzt wenigtens für ein ausschließliches Merkmal der Scylliiden als der archaistischen Selachier erklären muss, sind die Riesenzellen im Rückenmarke. Sie sind mir zuerst auf den Schnitten durch die Schwanzspitze (Taf. 16 Fig. 2 u. 5) aufgefallen, finden sich jedoch auch weiter nach vorn zu vor. Balfour bildet sie in seiner Entwicklungsgeschichte der Haifische auf einem Schnitte durch *S. canicula* etwa in der Höhe der Bauchflosse ab, wo ihrer zwei dicht neben einander auf der Dorsalseite des Rückenmarkes liegen, und nennt sie in der Erklärung zu dieser Figur 1 der Tafel 13 einfach »peculiar cells«, ohne ihrer im Texte zu erwähnen. Ich selbst weiß auch nichts Rechtes damit zu machen. Am Schwanze, namentlich ganz hinten, liegen sie unregelmäßig, oft zu mehreren auf einem Schnitte, weiter nach vorn ordnen sie sich mehr dorsal an. Dabei sind sie oft, wie auf Längsschnitten deutlich wird, weit von einander entfernt, treten aber auch eben so oft zu förmlichen Nestern zusammen. Nach vorn reichen sie bis zum 4. Ventrikel, vielleicht auch noch weiter. Bei jungen Embryonen von 6 mm Länge liegen sie ganz oberflächlich und bilden im Bereiche der Schwanzspitze einfach den Verschluss des Rückenmarkrohres, haben also vielleicht mit der Entstehung desselben irgend wie zu thun. In einzelnen Fällen habe ich sie auch außerhalb gefunden, dann auch wieder, wie sie anscheinend im Begriffe stehen, hineinzuwandern. Bei älteren rücken sie in dem Maße, wie der Centralcanal mehr nach innen

geräth und sich relativ verkleinert, tiefer und tiefer, bleiben aber immer durch ihre Größe kenntlich. Sie haben amöboide Umrisse und scheinen durch Fortsätze mit einander in Verbindung zu stehen. Offenbar sind es Elemente, welche dem Mesoderm angehören. Weiter konnte ich an Schnitten in Balsam nichts über sie ermitteln, würde ihrer auch hier gar nicht gedacht haben, wäre mir nicht die Beschränkung ihres Vorkommens auffällig geworden. Bei *Torpedo* und *Mustelus* habe ich sie nicht finden können, obwohl mir von beiden Thieren Schnittserien in ausreichender Menge zur Verfügung standen; wie es sich mit »*Raja*« verhält, weiß ich nicht.

Nachdem wir so im Vorhergehenden eine sichere Basis gewonnen haben, wird es sich nun um die Zurückführung der unpaaren Flossen auf paare segmentale Bildungen, mit anderen Worten auf Parapodien handeln. Wir haben in Betracht zu ziehen Haut, Musculatur, Nerven, Gefäße und Skelett der Flossen und zugleich zu unterscheiden zwischen Rücken- (Dorsal-), After- (Anal-) und Schwanz- (Caudal-)flosse und bei letzterer wiederum zwischen ihrem dorsalen und ventralen Theile. Als Typus der unpaaren Flosse nach Bau und Entstehung nehme ich die Dorsales in Anspruch und werde daher zunächst diese schildern, um später die Abweichungen, welche die übrigen Flossen zeigen, daran anzuknüpfen. Auch hier wiederum wird es sich zeigen, dass von den uns bekannten Selachiern die Scylliiden in den meisten Punkten die relativ ursprünglichsten Verhältnisse darbieten.

Ontogenese der unpaaren Flossen.

Die Litteratur hierüber ist merkwürdig dürftig. Bei Johannes Müller finden sich kurze Angaben [1] über die embryonalen Hautsäume von *S. stellare* und *Raja*. Neuerdings macht Davidoff [2] einige Bemerkungen über Skelett und Innervirung der unpaaren Flossen. Auch was Balfour in seiner Haientwicklung [3] und später in der Vergleichenden Embryologie [4] sagt, ist herzlich wenig. Bei der Beschreibung der äußeren

[1] l. p. 225 c. p. 64 u. 65.

[2] M. v. Davidoff, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische. in: Morph. Jahrb. 5. Bd. 1879. p. 450—520. Taf. 28—31.

[3] F. M. Balfour, A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878. p. 78 T. 7, p. 98 und 101.

[4] idem, A treatise on Comparative Embryology. Vol. 2. London 1881.

Form erwähnt er der Flossen nur ganz nebenher: die Abbildungen nach in Chromsäure gehärteten und offenbar auch geschrumpften Embryonen von *S. canicula* sind nicht besonders gut. Auf Stadium *L* sind die Flossen noch continuirlich, auf *N* dagegen bereits »in der für das Genus *Scyllium* charakteristischen« Art angeordnet. Bleibt somit nur Dohrn, dessen Darstellung ich im Großen und Ganzen bestätigen kann; ich werde dies des Näheren bei den einzelnen Punkten besprechen.

Auftreten und Schwund des Hautsaumes.

Bei den drei genannten Scylliiden und außerdem wohl nur noch bei den oviparen Rochen geht mit der Bildung der unpaaren Flossen das Auftreten eines provisorischen Hautsaumes Hand in Hand. Dieser erstreckt sich bei den Scylliiden genau median ventral vom After aus nach hinten bis nahe an die Schwanzspitze und von da dorsal nach vorn bis etwa zur Höhe des Vorderrandes der Bauchflossen. Anfänglich ist er sehr niedrig und besteht auf dem Querschnitte nur aus zwei dicht an einander gepressten Reihen von etwa 4—6 Cylinderzellen[1]. Allmählich wächst er jedoch in die Höhe; Dohrn sagt (p. 173) ganz prägnant: »sie [die Hautfalte] schiebt sich nach oben empor, das Mesodermgewebe drängt sie hinaus, und sie bildet ..... einen Kiel, auf dem Querschnitt einem gleichschenkligen Dreieck gleichend, dessen Basis je nach der Region und dem Entwicklungsstadium breiter oder schmäler erscheint«. Der Saum entsteht, so viel ich sehen kann, auf dem Rücken früher als auf dem Bauche, und zwar in der Richtung von vorn nach hinten. Seine Höhe ist übrigens schon von Hause aus nicht völlig gleich, vielmehr wechseln hohe Stellen mit niedrigen ab. Das in seinem Inneren auftretende Mesoderm ist Anfangs sehr spärlich, d. h. seine Zellen liegen sehr zerstreut und sind durch lange Ausläufer mit einander verbunden (Taf. 17 Fig. 8). Bald jedoch rücken sie im Bereiche der späteren definitiven Flossen näher zusammen (Taf. 16 Fig. 14),

[1] Balfour, Elasmobranchs p. 98 sagt über ihn: »Although at this stage [*G—I*] the dorsal fin is not continued as a fold anteriorly to the level of the anus, yet a columnar thickening or ridge of epiblast, extending along the median dorsal line nearly to the level of the heart, forms a true morphological prolongation of the fin. On the ventral side of the tail is present a rudiment of the ventral unpaired fin, which stops short of the level of the anus, but, though less prominent, is otherwise quite similar to the dorsal fin and continuous with it round the end of the tail. As this stage the mesoblast has no share in forming either fin.« Hierzu Querschnitte auf Taf. 10; sie entsprechen meiner Taf. 17 Fig. 3.

und so erscheint der Saum hier undurchsichtiger als dort, wo er später resorbirt wird. Letzteres findet im Wesentlichen nach vorn von jeder definitiven Flosse statt: überhaupt erreicht der Saum dicht hinter jeder Flosse nur eine geringe Höhe, so dass die Flosse mit ihrem Hinterrande schon ziemlich früh frei herausragt, nach vorn hingegen unmerklich in den Saum verläuft. Dieser bekommt bald einen wellig ausgezackten äußeren Rand und behält nur hier noch eine ziemliche Hautdicke bei, während im Übrigen die inzwischen mehrschichtig gewordene Haut sich rückbildet. Es scheint, als wenn hierbei die äußeren Schichten der Haut sich abstoßen oder auflösen (um in flüssigem Zustande wieder von den äußeren Kiemenfäden aufgenommen zu werden?), wenigstens trifft man nur noch hier und da nach außen von dem einschichtigen Epithel vereinzelte platte Zellen an (Taf. 17 Fig. 7). Auch wird das Epithel späterhin immer flacher, während es nahe der Basis des Saumes, da wo dieser in den Körper übergeht, aus sehr hohen Cylinderzellen besteht. Die Mesodermzellen ordnen sich an dieser Stelle zu parallelen Zügen an, die quer von der einen Seite zur anderen reichen und so den Innenraum des Flossensaumes gewissermaßen von dem Körper abschließen. Zu erwähnen bleibt noch, dass in dem Saume nie Blut circulirt; allerdings thut es dies zu jener Zeit auch in den Flossen noch nicht.

Bei »*Raja*« befindet sich auf noch recht jungen Stadien von etwa 30 mm Länge, die durchaus haifischähnlich, langgestreckt sind, nach vorn von den beiden Dorsales kein Saum, wohl aber nach hinten von der letzten ein einheitlicher, der bis zur Schwanzspitze reicht. Ältere Embryonen von etwa 70 mm Länge mit ganz kleinen äußeren Kiemenfäden haben zwei dorsolaterale Säume, die aber auch im Bereiche der Rückenflosse vorhanden sind und nach vorn bis zur Höhe der letzten Kieme reichen. (An älteren, bereits ausgeschlüpften Thieren stehen hier reihenweis Stacheln.) Ventrolateral haben sie ebenfalls zwei Säume, die von hinten, da wo die letzte unpaare Flosse auftritt, bis vorn an die Grenze zwischen Schwanz und Rumpf reichen.

Bei allen übrigen Embryonen ist von Hautsäumen nur in ganz geringem Maße die Rede. Sie kommen nicht über das Anfangsstadium der bei den Scylliiden vorhandenen hinaus, ragen also kaum hervor. Namentlich ist zu erwähnen, dass die beiden Dorsales nie durch einen einigermaßen hervortretenden Saum verbunden sind, vielmehr sich von vorn herein getrennt anlegen. Auch hierin sehen wir wohl mit Recht ein Zeichen abgekürzter Entwicklung.

Die Dorsales.

Bei den Scylliiden stehen sie ziemlich nahe an einander (die vordere auf der Grenze von Rumpf und Schwanz, die hintere auf dem letzteren) und sind beide von ungefähr derselben Größe. Auf jungen Stadien enthalten sie in ihrem Inneren lediglich ziemlich dichtes Mesoderm: die Haut ist zu dieser Zeit bereits zweischichtig. Die Musculatur begiebt sich jedoch schon ziemlich früh hinein, und zwar in die vordere Dorsalis eher als in die hintere. So wenigstens bei *Mustelus* und *Pristiurus*; bei Embryonen des letzteren von 14 mm Länge ist noch nichts von ihr zu sehen, wohl aber bei solchen von 16 mm Länge.

Dohrn sagt im Ganzen richtig (p. 173): »Die Musculatur entsteht genau so wie die der paarigen und der unpaaren ventralen Flossen: durch Abwerfen oder Abschnürung von Muskelknospen aus dem dorsalen Ende der Myotome. Die Knospen sind mit äußerster Regelmäßigkeit gebildet, und lagern sich genau an die Basis der auf dem Durchschnitt dreieckigen Flosse. Hier wandeln sie sich allmählich in Muskelfasern um.« Und auf p. 163 heißt es von der Brustflosse: »Jedes Myotom producirt zwei solcher Säckchen oder Knospen, ein vorderes und ein hinteres.« Ich habe dieser Darstellung nur wenig hinzuzufügen. Abortivknospen, d. h. solche, die zu Grunde gehen, ohne für die definitive Flosse etwas zu leisten, finde ich hinter der letzten Dorsalis nur bei *Pristiurus*, doch mögen sie auch bei den Scyllien vorkommen, ohne dass es mir gelungen wäre sie bei ihrer offenbar nur kurzen Lebensdauer zu beobachten. Vor der ersten Dorsalis habe ich überhaupt mit Sicherheit keine gefunden, dagegen in dem Raume zwischen den beiden Dorsales sowohl bei *S. canicula* (Taf. 16 Fig. 7 *a*) als auch bei *Pristiurus*. Zum Theile sind sie noch recht ansehnlich. Man muss sich jedoch hüten, auf den Querschnitten die abgeschnittenen embryonalen Enden der Myotome für sie zu halten (Taf. 16 Fig. 13); dieser Fehler liegt nahe, weil die Myotome sich derart über einander schieben, dass auf dem Schnitte gewöhnlich mindestens zwei getroffen werden. Daher kann man auch die Abortivknospen noch nicht von den Enden der Myotome unterscheiden, so lange sie noch mit ihnen zusammenhangen, sondern erst dann, wenn sie sich bereits abgeschnürt haben und als freie Säckchen daliegen. Kurz vor dem Zugrundegehen lassen sie sich schon leicht mit gewöhnlichen Mesodermzellen, in die sie wohl sich umwandeln werden, verwechseln.

Es ist mir durchaus nicht leicht geworden, über die Anzahl der

Knospen, welche jedes Segment abgiebt, ins Reine zu kommen, und doch ist gerade dieser Punkt von Wichtigkeit, denn nur so gelingt die Bestimmung, welchen Metameren die Flosse angehört. Bei der Schnelligkeit, mit welcher die entscheidenden Processe sich abspielen, gehört dazu eine lückenlose Reihe von Stadien, und diese habe ich selbst bei *Pristiurus* nicht zur Verfügung gehabt. Da bei den erwachsenen Thieren auf jeden Flossenknorpel ein Muskelbündel kommt (Genaueres s. unten p. 237), so dürfen wir bei *Pristiurus* in der vorderen Dorsalis 14, in der hinteren 15 Bündel erwarten. Ich habe nun auf jüngeren Stadien fast stets nur 7 gesehen, auf älteren mehr und mehr bis zur Maximalzahl; es hat aber lange gedauert, bis ich eine oder die andere in Knospung antraf (Taf. 15 Fig. 16) und so mit Sicherheit constatiren konnte, dass die 7 (bei der hinteren wohl 8) die ursprünglichen sind und sich hinterher theilen. Merkwürdigerweise aber giebt im Gegensatze zu dem Befunde bei den paaren Flossen jedes Myotom zunächst nur eine Knospe ab, entweder aus seiner Mitte oder mehr vom Ende her, je nachdem es der definitiven Flosse näher oder ferner liegt. So zähle ich z. B. für die hintere Dorsalis 9 oder sogar 10. Von ihnen aber gehen ohne Zweifel die äußersten zu Grunde und es bleiben nur die mittleren erhalten. Auf dem nächsten Stadium nämlich — dem mit 7 — liegen die Knospen derart, dass auf jedes Myotom 2 kommen (Fig. 13 u. 14). Da nun sowohl die vorderste als auch die hinterste noch mit dem betreffenden Rumpfmuskel fest verbunden sind, so ist eine Wanderung von Knospen ausgeschlossen. Ob nun jedes Myotom, welches zu der Flosse beiträgt, direct eine zweite Knospe abgiebt oder ob die erste sich theilt, habe ich nicht beobachtet. Thatsache ist, dass die hintere Dorsalis 4 Myo- und eben so vielen Neurotomen entspricht; für die vordere auf der Grenze von Rumpf und Schwanz kommen auf jedes Myo- resp. Neurotom im Durchschnitte 3 Knospen. Bei *Scyllium stellare* ist gleichfalls für die hintere Dorsalis bestimmt jedes Myotom äquivalent 4 Knospen, nur muss hier wie auch bei *Pristiurus* etc. die Einschränkung gemacht werden, dass nur die mittleren Knospen eine derartige Regelmäßigkeit zeigen, während die äußeren sich in eine geringere Anzahl Muskelbündel verwandeln.

Um sich eine richtige Vorstellung von dem Bau der Flossen auf späteren Stadien zu machen, sind reine Querschnitte nicht zu brauchen, weil sie die schräg nach hinten gerichtete Flosse nicht in der richtigen Weise treffen. Vielmehr müssen hier außer Längsschnitten schräge angewandt werden, deren Richtung natürlich für die dorsalen Flossen ziemlich rechtwinklig auf der für die ventralen stehen muss. An solchen

sieht man nun (Taf. 16 Fig. 8), dass die Muskeln von einem bindegewebigen Septum, welches den Hohlraum der Flosse von dem des Stammes scheidet, ausgehen und sich an die Hornfäden inseriren. Dass sie sich nicht an die Knorpel ansetzen, wie man von vorn herein vermuthen möchte, hat bereits DAVIDOFF, allerdings nur für die Teleosteer und Ganoiden hervorgehoben. Auch THACHER[1] giebt dies für die Selachier an. Sie gehen aber doch nur zum Theil an die Hornfäden, wie weiter unten (p. 244) bei der Besprechung der Flosse im fertigen Zustande gezeigt werden soll.

Über die Innervation der Flosse sagt DOHRN (p. 174): »sie erfolgt durch einen aufsteigenden Ramus dorsalis der Spinalnerven. Derselbe scheint unmittelbar von den unteren Wurzeln derselben auszugehen, aber freilich so nah dem dorsalen Ganglion gelagert, dass es schwierig erscheint, die Nichtbetheiligung dorsaler Fasern behaupten zu wollen.« In der That ist an Embryonen die Sache nicht leicht zu ermitteln, dagegen lassen sich an jungen oder ausgewachsenen Thieren die Nerven ohne große Mühe so weit präpariren, wie für diesen Zweck erforderlich ist. Namentlich ist dies im Bereiche der hinteren Dorsalis (und der Analis) der Fall, wo sich die Myotome stark in die Länge strecken, somit auch die Nerven in langen Bahnen verlaufen und deutlich von einander getrennt bleiben. Man sieht hier, wie die motorische, mehr nach vorn aus dem Knorpelrohr austretende Wurzel einen Ast zur Dorsalis giebt, der sich schräg nach hinten und oben wendet. Hier versorgt er mit einigen Zweigen die Musculatur des Stammes, tritt mit anderen in die Flossenmusculatur ein und schickt auch einige nicht sehr kräftige nahe der Mittellinie an die Knorpel. Der dorsale Zweig der sensiblen Wurzel entspringt ziemlich nahe, aber hinter dem motorischen, geht dann zunächst nach hinten, darauf aber ziemlich im rechten Winkel nach dem Rücken zu und verläuft nun in weitem Abstande von jenem innerhalb der Stammesmusculatur und der Flosse. Beide

[1] JAMES K. THACHER, Median and Paired Fins, a Contribution to the History of Vertebrate Limbs. in: Trans. Connecticut Acad. Vol. 3. 1877. p. 281—310. T. 49—60. Unpaare Flossen der Elasmobranchier p. 284—291. Es werden nur die Dorsales und die Analis in Betracht gezogen. »Each ray has on each side a special muscle, separated from its fellows by the fibrous sheet which runs from between the rays to the integument. Each little muscle developes in its median line a flat tendon, which, parallel to the surface of the fin, inserts itself in the fascia covering the extremities of the fin-rays and the proximal ends of the well known horny fibers, which here supplement the primordial skeleton« . . . . (p. 285).

Zweige, der motorische und der sensible, stehen an irgend einem Punkte ihres Verlaufes mit einander in Verbindung, so dass ein Austausch der Fasern stattfinden kann; freilich ist manchmal der »Ramus communicans« äußerst dünn, und überhaupt kommen hier so viele Regellosigkeiten vor, dass sich kaum mehr Allgemeines darüber sagen lässt. Jedenfalls ist so viel sicher, dass wo beide Zweige längere Zeit hindurch genau denselben Verlauf haben, sie fast auf der ganzen Strecke eigentlich doch nur dicht neben einander gelagert sind und nur an einem kleinen Punkte wirklich verschmelzen.

Aber nicht nur die beiden dorsalen Zweige desselben Spinalnerven stehen mit einander in Zusammenhang, sondern auch der vordere von ihnen ist jedes Mal in Verbindung mit dem hinteren des zum vorhergehenden Segmente gehörigen Nerven. Dies Verhältnis wird freilich nicht überall gleich deutlich, und zwar gilt das nicht etwa bloß von den verschiedenen Regionen ein und desselben Thieres, sondern auch von den verschiedenen Arten. Besonders stark finde ich diese Eigenthümlichkeit in dem Bereiche der 1. Dorsalis von *Zygaena* ausgeprägt (Taf. 18 Fig. 4), etwas weniger schon bei *Mustelus*, aber in geringerem Grade scheint sie doch überall vorzukommen. Indess auch abgesehen von dieser Verbindung, deren functionelle Bedeutung ich noch zu erörtern haben werde, findet eine andere mittels der »Nervi collectores« statt, wie sie auch von Teleosteern beschrieben sind. Ein solcher scheint dicht an der Mediane, auf der bindegewebigen Scheidewand, welche beide Antimeren von einander trennt, ganz allgemein sämmtliche dorsalen Nervenzweige mit einander zu verbinden, ist jedoch meist so dünn, dass man ihn leicht übersieht. Nur da, wo das Vorhandensein der Flosse überhaupt die Nerven dicker zu werden zwingt, ist auch der Collector deutlicher. Und zwar giebt es, wenigstens bei *Scyllium*, *Mustelus*, *Centrina*, vielleicht aber bei allen Selachiern für jede gut entwickelte Dorsalis ihrer zwei, einen noch außerhalb derselben und einen anderen, welcher in der Flosse selber quer über die Basalstücke der Knorpel hin verläuft. Ganglienzellen habe ich in ihnen nicht wahrgenommen. Man könnte dazu geneigt sein, den einen Collector für den motorischen, den anderen für den sensiblen zu halten. Je stärker übrigens die Musculatur der Flosse wird, d. h. je mehr ihre Basis sich auch lateral ausdehnt, desto weiter entfernen sich auch die Collectoren von der Mediane. Alsdann liegt der Hauptcollector ihr näher als der schwächere. In der Flosse selbst finden natürlich zwischen den im Allgemeinen den Knorpel- und Muskelbündeln analog verlaufenden Nerven reiche Plexusbildungen statt, namentlich dann, wenn in ihr eine große Zahl Segmente

auf einen kleinen Raum concentrirt ist, z. B. bei der vorderen Dorsalis von *Acanthias*.

Von den Collectoren giebt Davidoff zwar richtig an, dass sie großen individuellen Variationen unterworfen seien; wenn er sie aber für die Dorsales im Gegensatze zu den paaren Flossen auf die Flossen selbst beschränken möchte, so kann ich ihm darin nicht beipflichten. Er sagt in allerdings nicht ganz klarer Weise (l. p. 229 c. p. 509 Anm.): »Bemerkenswerth ist der Umstand, dass die erwähnten in den unpaaren Flossen vorkommenden Längsstämme bloß auf dieselben beschränkt zu sein scheinen, was ja auch sehr verständlich ist, weil an den unpaaren Flossen keine Wanderung stattfindet. Es können allerdings auch hier vor oder hinter der Rückenflosse Queranastomosen der bezüglichen Nerven vorkommen, welche aber dann als Rudimente aufgefasst werden müssen, die jedenfalls ohne Beziehung zu der vom ursprünglichen Saume erhaltenen Flosse stehen, ich meine, dass das Vorkommen solcher rudimentären Queranastomosen, welche vielleicht jetzt noch sporadisch auftreten, sogar wahrscheinlich ist.« Die Collectoren sind eben nicht auf die Flossen beschränkt, und dieser Umstand erschwert in vielen Fällen die Bestimmung, zu welchen Segmenten die Flosse eigentlich gehört.

Das Wenige, was ich über das Auftreten der Gefäße während der Ontogenese ermittelt habe, möchte ich hier nicht beibringen, weil mir die Vergleichspunkte mit den fertigen Zuständen fehlen und ich mich nicht gern dem Vorwurfe aussetzen möchte, welchen Haeckel neuerdings zu erheben Veranlassung nimmt [1]. Ich hoffe in einer späteren Arbeit diese Lücke ausfüllen zu können.

Auch betreffs der Entstehung des Skelettes ist die Litteratur sehr dürftig. Nach Davidoff, welcher *Scyllium* und *Acanthias* untersuchte, enthält es bei den unpaaren Flossen embryonal eben so viele Strahlen wie Wirbelfortsätze, »mit ihren Enden ihnen unmittelbar angeschlossen«. Daher sind die Flossenknorpel »unzweifelhaft Abgliederungen der oberen sowohl als unteren Dornfortsätze« (l. p. 229 c. p. 514). Dagegen

---

[1] E. Haeckel, Ursprung und Entwicklung der thierischen Gewebe. in: Jena. Zeitschr. f. Naturw. 18. Bd. 1885. Er sagt p. 2 des Sep.: »Bei aller Anerkennung der Fortschritte, welche wir den »Schnitt-Serien« verdanken, möchten wir es doch für nothwendig erklären, dass der Anfertigung derselben eine vollständige, vergleichend-anatomische Kenntnis des ganzen betreffenden Thieres vorausgehe; bei sehr vielen (— besonders jüngeren —) Embryotomen der neueren Zeit ist dies bekanntlich nicht der Fall; daher so viele Widersprüche und Missverständnisse.«

spricht sich Dohrn folgendermaßen aus (p. 173). »Bald nach ihrer [der Muskelknospen] Anlagerung an die Basis der Flosse entstehen im Mesodermgewebe derselben eben so wie in Brust-, Becken- und Bauchflossen einfache unpaare Knorpelstrahlen, die anfänglich ohne jede Verbindung mit anderen Skelettelementen bleiben.« Diese Darstellung kann ich lediglich bestätigen und habe auch zur Ergänzung nur wenig hinzuzufügen. Man sieht auf jungen Stadien, nachdem bereits die Musculatur sich angelegt hat, im Inneren der Flosse eine mediane zusammenhangende Schicht Bindegewebe, aus dem sich später die Knorpel differenziren[1]. Es kann dabei nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass die Knorpel sämmtlicher Flossen unabhängig vom Achsenskelett entstehen (Taf. 16 Fig. 5 und 8) und erst später mit ihm in Verbindung treten; auch werden sie eher im Apical- als im Basaltheile der Flosse deutlich. Auf je 2 Muskelknospen kommen in der Anlage, allerdings mit einer gleich zu besprechenden Ausnahme, 2 Knorpel; sie sind von Hause aus ungegliedert und erlangen erst später ihre Gliederung, doch habe ich über diesen Punkt keine genaueren Untersuchungen angestellt und weiß darüber keine Einzelheiten zu melden. Wie die ganze Flosse so sind auch sie schräg nach hinten gerichtet und können daher nur auf Schrägschnitten (Taf. 16 Fig. 8) ordentlich studirt werden. Auf Horizontalschnitten wird deutlich, dass nicht nur bei den Dorsales, sondern auch bei der Analis am hinteren freien Rande ein Muskelsegment mehr vorhanden ist als Knorpelstrahlen; an Stelle des fehlenden trifft man auf den Schnitten ein großes Gefäß an (Taf. 16 Fig. 11), das auch bei den Erwachsenen ungemein deutlich und gerade um desswillen interessant ist, weil zu seiner Bildung ein rechter und ein linker Ast zusammentreten.

Zu erwähnen ist noch, dass weder in den Dorsales noch in der Analis das Knorpelskelett je in feste Verbindung mit der Wirbelsäule tritt, sondern dass der Hohlraum der Flosse von dem des Stammes durch eine quere bindegewebige Scheidewand abgeschlossen ist. Jedoch gilt dies, wie ausdrücklich bemerkt werden muss, nur für die von mir als archaistisch bezeichneten Scylliiden und manche andere Formen; einige Abweichungen von diesem Satze werde ich weiter unten noch eingehend zu besprechen haben. Wie sich die Zahl der Flossenknorpel zu derjenigen der Wirbel verhält, will ich gleichfalls noch nicht hier erörtern,

[1] Balfour (Comp. Embr. p. 503) sagt genau dasselbe: »I find that the rays of the unpaired fin are similarly segmented from a continuous lamina«, die aber noch keinen echten Knorpel, sondern »indifferent mesoblast« darstelle.

weil die sogenannten Halbwirbel dabei eine wichtige Rolle spielen (s. unten p. 262).

Was endlich die Haut angeht, so habe ich sie hier natürlich nur in so weit zu berücksichtigen, als sie von der übrigen Körperhaut abweicht. Wie bei dieser so ist auch hier das Epithel mehrschichtig und enthält viele große Schleimzellen. Bedeutsam, weil für die Flossen der Selachier typisch und sonst bei Fischen nur wenig vertreten, sind lediglich die sogenannten Hornfäden. Mit Bezug auf ihre chemische Natur verweise ich auf La Valette [1] und auf die weiter unten abgedruckte Arbeit von Krukenberg. Über ihre Entstehung finde ich so gut wie nichts vor. Nur Hertwig bildet in der Arbeit über das Hautskelett (l. p. 222 c.) auf Taf. 28 Fig. 2 einen Schrägschnitt durch einen Hornfaden von *Acanthias* ab und sagt darüber p. 369: »Es ließ sich an diesem Objecte leicht feststellen, dass die Hornfäden von einer zusammenhängenden Zellenschicht umgeben werden, wodurch wohl das Wachsthum derselben vermittelt wird. Die Oberfläche der Hornfäden wird von einer Lage Bindegewebe überzogen.« Ich selbst sehe nur, dass die sie abscheidenden Zellen — je ein Faden wird von einer Anzahl sich dicht um ihn herum lagernder Zellen abgeschieden (Taf. 17 Fig. 5) — sehr ungleich an Form und Größe sind. Auch sind die Hornfäden selber äußerst verschieden lang und dick. Die Region der Haut, welcher sie ihrer Genese nach angehören, ist genau dieselbe wie die, aus welcher die Hautknöpfe hervorgehen; später freilich rücken sie in die Tiefe (Taf. 17 Fig. 9 u. 4). Hubrecht (l. p. 243 c. p. 33) lässt sie concentrisch geschichtet sein, was ich nicht bestätigen kann. Sie kommen nach ihm nur bei den Haien (und Chimären) in allen Flossen vor, dagegen »bei Rochen nur in der Rückenflosse einiger Arten«. Auch diese Angabe ist unrichtig; schon Kner [2] weist darauf hin, dass sie bei *Raja* auch in den Brustflossen vorkommen, freilich »nur regellos hier und da am Saume der Flossen zwischen die Gliederstrahlen [Knorpel] eingeschoben«. Bei *Torpedo* und *Myliobatis* treten sie nach Kner allerdings lediglich in den Dorsales auf.

So weit über die Rückenflossen der Scylliiden. Im Wesentlichen ihnen gleich entstehen die von *Mustelus* und *Torpedo*. Indessen

---

[1] v. La Valette St. George, Über den Bau der »Fettflosse« (in: Arch. Mikr. Anat. 17. Bd. 1880. p. 187—193. T. 15) giebt eine gute Übersicht über die ältere Litteratur auf diesem Gebiete, bringt aber selbst nichts für unseren Zweck Brauchbares bei. Er untersuchte die Hornfäden an erwachsenen Rochen und Haien.

[2] Rudolf Kner, Über den Flossenbau der Fische. in: Sitz.-Ber. Akad. Wien. 41. Bd. 1860. p. 807—824. Citat p. 817. Die Bemerkungen über das Skelett enthalten nichts Wesentliches.

zeigt nicht nur das Skelett bei letzterer Gattung starke Abweichungen, auf die ich in einer späteren Arbeit einzugehen gedenke, sondern auch die Muskeln knospen in anderer, man darf wohl sagen verkürzter Weise. Bei *Mustelus* habe ich auf jungen Stadien für die vordere Dorsalis 11 Knospen aufgefunden (Taf. 15 Fig. 12), auf älteren genau die doppelte Zahl (Fig. 11); während aber dort noch auf jedes Neurotom 2 kommen, sind sie hier bereits einander näher gerückt. Für die hintere Dorsalis, die auf dem Schwanze steht, entsprechen jedem Neurotom 4 Knospen. Letzteres ist auch bei der vorderen und hinteren Flosse von *Torpedo* der Fall, nur geht hier die Knospung rascher vor sich, wenigstens lassen sich Bilder, wie das auf Taf. 15 Fig. 15 wiedergegebene wohl kaum anders interpretiren.

An älteren Embryonen von *Squatina* habe ich vor der vorderen und zwischen ihr und der hinteren Dorsalis schräg nach hinten gerichtete Stützknorpel wahrgenommen, die beim erwachsenen Thiere persistiren (Taf. 18 Fig. 1) und hier auch von Mivart abgebildet worden sind. Wahrscheinlich hat man in ihnen Überreste einer echten Dorsalis vor sich.

Die Analis.

Sie unterscheidet sich von den Dorsales nur dadurch, dass sie Musculatur und Skelett viel später erhält als es bei diesen der Fall ist. Überhaupt scheint am ganzen Körper die Musculatur sich auf der Rückenseite früher als auf der Bauchseite und vorn früher als hinten auszubilden; so sind z. B. zwischen den beiden paaren Flossen die Myotome noch lange nicht bis zur Mittellinie des Bauches vorgerückt, wenn dies dorsal schon am Rumpfe, allerdings noch nicht am Schwanze, geschehen ist. Auch bildet sich der ventrale Theil der Schwanzflosse noch später aus als die Analis und eben so der dorsale Theil später als die Rückenflossen. Das zeitliche Verhältnis von Muskel zu Knorpel ist in der Analis dasselbe wie in den Dorsales.

Ich muss hier auf die von Dohrn entdeckten postanalen Muskelknospen eingehen. Wie weit nach hinten vom After er sie gefunden, sagt er freilich nicht und auch die Figur 10 der Tafel 8 seiner Abhandlung giebt darüber keinen Aufschluss. Es heißt bei ihm (p. 172) nur: »Es ist mir nun zwar noch nicht gelungen, die directe Umwandlung dieser postanalen Muskelknospen in Muskelfasern zu verfolgen; auch kann ich nicht behaupten, dass sie sich überhaupt in Muskelfasern verwandeln; es ist sehr wohl möglich, dass sie abortiren, wie die Muskelknospen des Rumpfes zwischen Brust- und Beckenflosse. Es besteht aber trotz-

dem die größte Wahrscheinlichkeit, dass diese postanalen Muskelknospen resp. die auf der ganzen Länge des Schwanzes ihnen folgenden, homodynamen Partien der Myotome, seien es nun zuerst definitiv abgeschnürte Knospen, oder mit den Myotomen in Contact oder Continuität bleibende Muskelpartien, sich zu den Muskeln der unpaaren ventralen Flosse umwandeln, welche unpaare Flosse somit ursprünglich eben so wie Brust- und Beckenflosse paarig gewesen sein muss.« Hier liegt in den Dohrn-schen Beobachtungen eine Lücke vor, die ich zum Theil wenigstens ausfüllen kann. Von den postanalen Muskelknospen wandern nämlich die vordersten noch in die Bauchflosse hinein, während die hintersten abortiren. Es heißt aber auch hier viel Material zur Hand haben, denn diese regressiven Vorgänge verlaufen ungemein rasch. Darum habe ich auch nur bei *Pristiurus* (Taf. 15 Fig. 17) die entscheidenden Stadien mit aller Sicherheit beobachtet. Auch erscheinen individuelle Schwankungen nicht ausgeschlossen. Wie im Bereiche der Segmente zwischen Brust- und Bauchflosse — man vergleiche hierfür das jüngere Stadium von *Mustelus* Taf. 15 Fig. 16, den ich absichtlich statt eines *Pristiurus* abbilde — so giebt auch hier jedes Myotom 2 Knospen ab. Diese jedoch wandern, wie gesagt, entweder in die Bauchflosse oder abortiren; in die Analis gelangen sie nicht. Ja, es kommen auch in dem vor ihr gelegenen Hautsaume keine vor, mithin mangelt für die Selachier die Continuität zwischen paaren und unpaaren ventralen Flossen in diesem Sinne völlig. Gleichwohl stehe ich nicht an, Dohrn auch hier Recht zu geben, denn die Musculatur der Analis geht aus den embryonal gebliebenen Theilen der im Übrigen längst umgewandelten Myotome hervor.

So leicht es aber ist, die Abschnürung der Musculatur für die Dorsales zu verfolgen, weil die betreffenden Stadien um Vieles jünger sind, so schwer wird es uns hier, weil inzwischen die Gewebe im Schwanze sowohl als auch in der Analis selber complicirter geworden sind und die sichere Unterscheidung kleiner Muskelknospen von den Anlagen der Nerven und Gefäße und vom Bindegewebe bedenklich machen. Es sind darum sehr dünne Querschnitte nöthig. Außerdem scheint der ganze Process ebenfalls sehr rasch zu verlaufen. Embryonale oder wenigstens noch kaum erst in der Umwandlung zu fertigen Muskeln begriffene Knospen finden sich an der Basis der Flosse sehr oft vor; der kritische Moment hingegen, wo sie noch mit den Myotomen in Contact sind, ist offenbar rasch vorüber. Bei Embryonen von *S. canicula* sind Stadien in Länge von etwa 25 mm die entscheidenden, bei *S. stellare* von nahezu 30 mm. So weit ich sehen kann, gehen die Flossen-

muskeln aus den hinteren Enden der Urwirbel hervor, die noch embryonales Gewebe haben, doch steht mir dies nicht außer allem Zweifel.

Von den Nerven wäre Folgendes zu sagen. Statt der 2 Collectoren, wie sie bei den Dorsales vorkommen, scheint nur einer, und zwar der in der Flosse selbst, vorhanden zu sein. Im Übrigen verzweigen sich die Nerven in durchaus nicht regelmäßiger Weise: die Verbindungen zwischen zwei auf einander folgenden Nerven sind viel stärker ausgeprägt, als bei den Dorsales. Das Skelett weist, abgesehen von seiner meist viel größeren Anzahl Knorpel, keine Besonderheiten auf.

Die Caudalis.

Sie zeigt bei sämmtlichen Selachiern, deren Embryonen ich auf jungen Stadien untersuchen konnte (Scylliiden, *Mustelus*, *Torpedo*) ein durchaus gleichmäßiges Verhalten. Wich schon die Analis von dem Typus der Flosse, wie ich ihn in den Dorsalis dargestellt habe, ein wenig ab, allerdings nur mit Bezug auf die Zeit der Entstehung, so liegen für die Caudalis sogar nicht zu unterschätzende anatomische Differenzen vor. So weit sie das Skelett betreffen, sind sie bereits von den früheren Autoren besprochen worden. In der That ist es auffällig genug, dass die drei bisher behandelten Flossen im Allgemeinen zu dem Achsenskelette nicht in nähere Beziehungen treten, während dies bei der Caudalis ausnahmslos der Fall ist. Ziemlich kurz verbreitet sich darüber Mivart[1], der allerdings nur erwachsene Thiere untersuchte. Er constatirt, dass bei *Mustelus* die vordersten Strahlen des Ventraltheiles noch eine Gliederung zeigen (p. 441) und dass im Allgemeinen nur die ventralen Strahlen an Zahl mit den Schwanzwirbeln übereinstimmen, während die dorsalen dies nie thun (p. 471). Ferner hat er nie Verschmelzungen und Gabelungen der Knorpel gefunden (p. 442). Haswell[2] dagegen giebt für die dorsale Schwanzflosse von *Carcharodon Rondeletii* an: »in many cases a pair of rays may coalesce with one another; otherwise they correspond in number with the vertebrae« (p. 88). Letztere Angabe möchte ich bezweifeln, denn bei den-

[1] St. George Mivart, Notes on the Fins of Elasmobranchs, with Considerations on the Nature and Homologues of Vertebrate Limbs. in: Trans. Zool. Soc. London Vol. 10. Part 10. 1879. p. 439—484. T. 74—79.

[2] Will. A. Haswell, Studies on the Elasmobranch Skeleton. in: Proc. Linn. Soc. N. S. Wales Vol. 9. 1884. p. 71—119. T. 1 und 2. Dagegen heißt es p. 74: die dorsalen Knorpel »are not continuous with the neural arches, and do not agree in number with the latter«.

jenigen Formen, welche ich auf diesen Punkt hin untersucht habe, hat, genau wie Mivart sagt, der ventrale Theil der Flosse auf jeden Wirbel einen Knorpelstrahl, der dorsale hingegen meist zwei. Jedoch habe ich im Gegensatze zu Mivart allerlei Verwachsungen und Intercalationen auch hier beobachtet, nur würde es nicht lohnen, sie anzuführen, da sie durchaus keine Regel erkennen lassen. Ich möchte hier wohl an das bekannte von Roux aufgebrachte Wort vom Kampfe der Theile im Organismus erinnern: die Knorpel legen sich vielleicht alle gleichmäßig an; wird aber beim Wachsthum der eine besser ernährt oder sonst irgend wie mehr begünstigt als sein Nachbar, so gewinnt er das Übergewicht und raubt ihm einen Theil seines Platzes.

Ferner wäre vom Knorpel noch zu bemerken, dass er wie bei allen anderen Flossen erst secundär mit der Wirbelsäule in Verbindung tritt. Es erscheint mir wichtig dies hervorzuheben, weil neuerdings Balfour und Parker[1] in ihrer Arbeit über die Entwicklung von *Lepidosteus* dem ventralen Theile der Schwanzflosse der Fische ein eigenes Capitel widmen und hierin anderer Meinung sind. Sie sagen (p. 411): »The ventral lobe of the tail-fin of Pisces differs from the other unpaired fins in the fact that its fin-rays are directly supported by spinous processes of certain of the haemal arches instead of independently developed interspinous bones« und bringen so die Caudalis ventralis in einen scharfen Gegensatz zu allen übrigen unpaaren Flossen. Jedoch wenigstens für die Selachier mit Unrecht. Auch Haswell legt Gewicht darauf, dass die dorsalen Knorpel nicht mit den »Neuralbogen verschmelzen«, während die ventralen nichts als die Verlängerungen der Haemapophysen (»haemal spines«) seien. Jedoch ist dieser Unterschied kein wesentlicher, denn nicht nur zeigen meine Abbildungen, dass dorsal und ventral die Flossenträger getrennt von dem Achsenskelette entstehen, sondern auch Mivart etc. geben ja ausdrücklich an, dass die vordersten ventralen Strahlen abgegliedert seien und ich kann dies nur bestätigen. Außerdem finde ich auch bei erwachsenen *Heptanchus* die letzten 20—30 dorsalen Strahlen deutlich in der Weise gegliedert, dass jedem Strahle ein kappenförmiges Knorpelstück aufsitzt, das bei

[1] F. M. Balfour and W. N. Parker, On the Structure and Development of Lepidosteus. in: Phil. Trans. London Vol. 173. 1882. p. 359—442 T. 21—29. Auf Taf. 28 Fig. 67 ist ein Schnitt durch den »tail of an advanced larva« von *L.* abgebildet, den man versucht wäre für durch die Caudalis geführt anzusehen, wenn nicht ausdrücklich p. 389 gesagt wäre, er treffe die Dorsalis und Analis. Er entspricht völlig meiner Abbildung auf Taf. 16 Fig. 5. Das Verhältnis der Hornfäden zur Musculatur und dem Knorpel ist hier genau so wie bei den Selachiern.

den hintersten Strahlen sogar denselben an Länge gleich kommt. Die ventrale Caudalis zeigt diese Erscheinung nicht, wohl aber thut sie es bei *Squatina* (Taf. 18 Fig. 1) und *Torpedo* (*ocellata* und *marmorata*), wo sogar einige Knorpel drei bis vier Glieder besitzen. — Je weiter man übrigens nach der Schwanzspitze zu geht, desto schräger stehen dorsal und ventral die vorn ziemlich quer gerichteten Knorpel mit ihren freien Enden nach hinten, so dass die letzten nur noch einen geringen Winkel mit der Wirbelsäule bilden.

Über die Eigenthümlichkeit der Musculatur habe ich in der mir zugänglichen Litteratur nichts gefunden. Ich muss aber gleich bemerken, dass ich eine Anzahl der älteren, rein descriptiven Autoren, wie Molin, Bakker etc. nicht habe einsehen können. Ihre Kenntnis verdanke ich der Hubrecht'schen Bearbeitung des Bronn[1], die aber in alle den Jahren ihres Bestehens leider kaum über die Anfänge hinausgekommen ist und auch in der neuesten von M. Sagemehl fertig gestellten Lieferung mein Thema noch nicht berührt. Ich bedauere dies um so mehr als sie auf den vorhandenen spärlichen Tafeln einzelne recht gute Abbildungen, z. B. vom Skelette erwachsener Haie, giebt.

Die Caudalis also unterscheidet sich in Betreff ihrer Musculatur dadurch von den übrigen Flossen, dass im dorsalen Theil überhaupt die entsprechenden Muskeln gänzlich fehlen und im ventralen Theile nicht an die Hornfäden, sondern an den Knorpel gehen. So bei den Embryonen im ganzen Bereiche der Flosse und bei den Erwachsenen wenigstens im größten Theile derselben (s. unten p. 245). Abortivknospen kommen in dieser Region des Schwanzes nicht vor, obwohl die Enden der Myotome noch lange auf dem Embryonalstadium verharren. Dorsal treten sie einfach allmählich ganz nahe an die Mittellinie heran und wandeln sich in Muskeln um, ohne sich im geringsten um den Stützknorpel der Flosse zu kümmern (Taf. 16 Fig. 1); ventral liegen sie auch noch längere Zeit weit von der Mediane entfernt, nehmen aber schon die Richtung auf den Knorpel zu und heften sich schließlich in mehreren Bündeln direct an seine Spitze oder ganz nahe derselben an. Sonach darf man sagen, dass in der Caudalis die Musculatur später entsteht als das Skelett. Die ventralen Hornfäden sind übrigens an ihrer Basis durch ein queres Band aus Bindegewebe rechts und links an der oft verbreiterten Spitze des Knorpels befestigt und werden so indirect in Bewegung versetzt (Taf. 16 Fig. 2).

[1] A. A. W. Hubrecht, Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. 6. Bd. 1. Abth. Fische. 1.—3. Liefg. 1876—1878. 4. Liefg. 1885. p. 72 ff.

Über die Nerven im Bereiche der Caudalis s. weiter unten p. 268.

So viel über die ontogenetische Entwicklung der unpaaren Flossen. Ehe ich auf die phylogenetische eingehe, muss ich noch kurz

Bau und Function der ausgebildeten Flossen

bei den freischwimmenden jungen und ausgewachsenen Thieren besprechen, allerdings ohne jegliches Eingehen auf ihre Eigenthümlichkeiten innerhalb der einzelnen Gruppen der Selachier, also auf Bildung von Stacheln etc., was in einem besonderen Capitel behandelt werden soll.

Wie schon erwähnt, unterscheiden sich Dorsales und Analis von der Caudalis dadurch, dass in der Regel die knorpeligen Stützen der Erstgenannten mit der Wirbelsäule nicht in fester Verbindung stehen, sondern mehr oder weniger von ihr entfernt und außerdem durchgängig gegliedert sind, was bei der Caudalis nur in sehr geringem Grade der Fall ist. Die Gliederung ist der Art, dass jeder Knorpelstrahl in ein ziemlich langes Basale, ein noch längeres Mittelstück und 1—3 Apicalia zerfällt. Wie aber die Anzahl der Strahlen individuell variirt, so auch die Anzahl der Stücke — Einzelheiten s. unten p. 271 ff. — was deutlich zeigt, dass dem Skelette keine solche Wichtigkeit zukommt, wie man es bei den höheren Wirbelthieren (ob immer mit Recht?) anzunehmen gewohnt ist. Gänzlicher Ausfall einzelner Knorpelstücke einerseits, Verschmelzung mehrerer Knorpel, so wie intercalare Bildungen nach Art der Sesambeine andererseits sind ungemein häufig. Mivart und namentlich Thacher haben derartige Fälle eingehend behandelt; ich selbst verweise auf einige zu diesem Behufe von mir angefertigte Zeichnungen (Taf. 17 Fig. 13 u. 14, 16—18).

Wie im Knorpel so sind auch in der Musculatur die vorderen Flossen im Gegensatze zu der Schwanzflosse übereinstimmend gebaut. Außer den Muskeln, welche als lange Bündel direct von dem bindegewebigen Septum an der Basis der Flosse zu den Hornfäden gehen, sind nach innen von ihnen noch dünnere, kleine Muskeln vorhanden, welche die einzelnen Stücke jedes Strahles an einander bewegen. Ihre Entstehung habe ich nicht näher verfolgt. Zu bemerken ist übrigens, dass auch die Muskeln in so fern genug Varianten darbieten, als die Theilung der einzelnen Knospen in Bündel nicht immer gleich weit durchgeführt ist. Dadurch erklärt es sich, dass auf Horizontalschnitten die Muskeln des einen Antimeres der Flosse meist nicht genau denen des anderen Antimeres und beide nicht genau den Knorpeln entsprechen. Der freie

Saum am Hinterrande jeder von den drei Flossen erhält einige Muskeln, denen, wie schon p. 237 erwähnt, kein Knorpel entspricht; hieraus resultirt eine größere Beweglichkeit dieses rein häutigen Theiles.

An der Schwanzflosse sind zwei Punkte von besonderem Interesse. Einmal das Verhältnis der Schwanz- zur Flossenmusculatur. Letztere ist, wie schon gemeldet, nur ventral entwickelt und zwar geht sie an die Knorpel (s. oben p. 243), bewegt also die Hornfäden resp. die Haut nur indirect. Merkwürdigerweise nun verlaufen die Knorpel, wie ebenfalls schon angegeben, schräg nach hinten, die Muskelbündel hingegen schräg nach vorn, würden also, wenn das ganze Skelett weniger fest in einander gefügt wäre, die einzelnen Knorpel parallel zur Längsachse des Thieres zu richten streben. Hier liegt also ein Verhältnis in seinen Anfängen vor, wie es in hoher Vollendung bei vielen Knochenfischen anzutreffen ist, deren Flossenstrahlen sich nach Belieben des Thieres niederlegen und aufrichten lassen.

Außer dieser eigenen Musculatur der Schwanzflosse spielen aber die Seitenmuskeln des Schwanzes eine große Rolle. Sie strahlen nämlich, je weiter man nach hinten zu kommt, um so mehr seitlich über den Bereich des Achsenskelettes hinaus auf die ventralen und dorsalen Flossenknorpel über und setzen sich schließlich mit ihren Sehnen theils an die Haut, theils an die dort vorhandenen Hornfäden an (Taf. 16 Fig. 3). So kommt es, dass auch ohne selbständige Musculatur der dorsale Theil der Caudalis bewegt werden kann, natürlich nur im Einklang mit den Bewegungen des Schwanzes überhaupt. Eigentlich ist also dieser dorsale Theil in seiner jetzigen Gestalt keine Flosse, sondern nur eine Erhöhung des Schwanzendes, und von dem ventralem Theile gilt fast dasselbe; nur die Hornstrahlen und die Knorpel deuten noch den früheren Zustand dieser Partien als selbständige Flossen an.

Auffällig ist am Ventraltheile der Caudalis ein mehr oder minder tiefer Einschnitt, der gewöhnlich dem Hinterende näher liegt und nach vorn zu gerichtet ist. Er kommt bei den meisten Haien vor. So weit ich freibewegliche Exemplare zu zergliedern Gelegenheit hatte, entspricht ihm auch eine Einbuchtung in der Linie, welche die freien Enden der Flossenknorpel bilden. Über seine Bedeutung weiß ich nichts mitzutheilen und kann nur sagen, dass die selbständige Musculatur noch über ihn hinaus nach hinten ragt. Vielleicht ist er ein Zeichen dafür, dass der vordere Theil der so getheilten ventralen Caudalis eigentlich eine zweite Analis darstellt und einmal als solche fungirt hat. — Der oft (*Zygaena* etc.) enormen Verbreiterung des Anfanges der ventralen Caudalis entspricht keineswegs eine ähnliche

des Knorpelskelettes, vielmehr besteht sie nur aus Haut und Bindegewebe: die Hornfäden bilden in ihr eine sehr dicke Schicht und dienen zu ihrer Stütze.

Was ich oben für die Dorsales beibrachte, konnte sich natürlich nur auf die Fälle beziehen, wo ihre Function noch die ursprüngliche, nämlich die eines Bewegungsorganes — Bewegung im weitesten Sinne des Wortes genommen — ist und nicht theilweise die einer Waffe geworden ist. Und mit Bezug auf den allgemeinen Bau ist es gleichgültig, wo die erste von den beiden Dorsales ihren Platz hat, ob vorn auf dem Rumpfe oder auf dem Ende desselben oder auf dem Schwanze. Dies ändert sich, sobald wir die Function zu erörtern beginnen.

Der neueste Autor über die Locomotion der Fische, Strasser[1], hat die unpaaren Flossen nur wenig in den Kreis seiner Betrachtungen gezogen und verlangt geradezu eine eingehende Untersuchung über ihre Wirkungsweise (p. 120). Dies zeigt wohl deutlich, dass man auch in der älteren Litteratur wohl vergebens nach brauchbaren Angaben suchen würde. Das Einzige, was er sonst noch hierüber sagt, ist: die Schwanzflosse könne sich mit Vortheil möglichst nach der Breite und nur mit Schaden in der Längsrichtung vergrößern (p. 105). Als Beispiel wählt er *Thynnus*, und ich möchte von den Haien *Oxyrhina* und *Carcharodon* anführen. Indessen ist doch bei den meisten großen Haien, die gewiss ausgezeichnete Schwimmer sind, die Verbreiterung nicht, wie es Strasser aus theoretischen Gründen fordert, »auf einen verhältnismäßig kurzen hintersten Abschnitt localisirt«, vielmehr hat sie ihren Sitz gerade am Anfang der Caudalis, wofür *Carcharias*, *Ginglymostoma*, *Odontaspis*, *Zygaena* etc., besonders aber *Alopias* treffliche Belege abgeben. Sie hat bei der gleichzeitigen starken Aufwärtskrümmung der Wirbelsäule die Bildung einer Art von Gabelschwanz zur Folge, dessen dorsaler Theil allerdings meist viel länger ist als der ventrale und auch die Bewegung allein besorgt, während der ventrale — lediglich Haut, wie oben erwähnt — dabei passiv bleibt. Ob aber die Heterocercie, welche bei Embryonen noch gar nicht vorliegt und ja auch bei vielen Haien wenig merkbar ist, das Primäre und die Verbreiterung der Caudalis ventralis das Secundäre ist, lasse ich dahin gestellt sein.

Offenbar betrachtet nun Strasser die Caudalis lediglich als propulsatorisches Organ, und dies mit Recht. Gelangt er doch am Ende

[1] H. Strasser, Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische durch Biegungen des Leibes und der unpaaren Flossen. Stuttgart 1882. 124 pgg. 26 Figg.

seiner wie ich glaube sehr gründlichen, weil auf viel Mathematik basirten Studien zu dem Satze, dass die Fische im Wesentlichen durch Krümmung des Rumpfes und Schwanzes sich fortbewegen, nicht aber durch ihre paaren Flossen. Freilich geht er in seiner Ansicht ein wenig zu weit, wenn er das Princip der Locomotion durch Schlängelung auch auf Colonien von *Amphioxus* ausdehnt. Hierzu giebt ihm willkommenen Anlass eine Notiz in Brehm's Thierleben 8. Bd. p. 408, der zufolge nach Wilde *Amphioxus* Ketten bilde und in dieser Form schwimme. Der bekannte Zeichner G. Mützel hat denn auch eine solche *Amphioxus*-Gesellschaft abgebildet, wie sie vergnügt durch das Wasser zieht. Leider ist die Geschichte nicht wahr, sondern bezieht sich, was schon Günther (l. p. 227 c. p. 513) vor längeren Jahren constatirt hat, auf Salpen. In der That ist auch in keinem neueren Lehrbuche der Zoologie derartiges über *Amphioxus* gesagt, und auch ich würde die Brehm'sche Darstellung nicht kritisirt haben, wenn sie nicht durch Strasser in die moderne Wissenschaft gewissermaßen Eingang gefunden hätte.

Abgesehen hiervon stimme ich jedoch Strasser vollkommen bei. Ein Blick auf das erste beste *Scyllium* im Aquarium der Zool. Station genügt, um zu erkennen, dass in der That der Schwanztheil des Körpers das Movens ist und der Rumpftheil vergleichsweise starr bleibt. Wir werden also auch die Caudalis in ihrer festen Verbindung mit dem Achsenskelette einfach als integrirenden Theil des Schwanzes auffassen dürfen, d. h. als eine Vergrößerung der bei der Bewegung das Wasser zurückdrängenden Oberfläche des Fischkörpers. Vielleicht hat die ohnehin schwache eigene Musculatur der ventralen Caudalis nur die Bestimmung, wenn beim Ruhen auf dem Grunde die Flosse seitlich umgeschlagen ist, sie wieder gerade zu stellen; dafür ist auch der Insertionspunkt der Muskeln am Ende der Knorpelstrahlen sehr günstig. Auch die Analis und die beiden Dorsales der Scylliiden möchte ich in erster Linie, wenn nicht ausschließlich, als Vergrößerungen der propulsatorischen Oberfläche betrachtet wissen. Wie ihre Muskeln wirken können, ist aus ihrer Anordnung leicht zu verstehen. Die dicht hinter einander aufgereihten Knorpel gestatten in Verbindung mit der festen Haut kein Niederlegen dieser Flossen, wie den Knochenfischen möglich ist: wohl aber können die Muskeln sie ein wenig seitlich bewegen oder, wenn sie alle zugleich in Thätigkeit treten, auch in ihrer Lage parallel der Körperachse erhalten. Sie werden daher auch wohl nicht viel mehr thun, als dafür sorgen, dass die bei der Krümmung des Schwanzes sich dem Wasser entgegenstellende, es verdrängende Fläche nicht als eine

weiche Masse sich umlege, sondern Widerstand biete. Danach würden also bei einer Krümmung des Schwanzes nach links hin in dem Momente, wo eine der dorsalen Flossen hiervon mit betroffen wird, ihre linken Muskeln sich contrahiren, um das Ausweichen der Flosse nach rechts zu verhindern. Leider habe ich bei den ziemlich raschen Schlängelungen eines *Scyllium* nicht unterscheiden können, wie viel von den Bewegungen der Flossen auf Rechnung ihrer selbst kommt und wie viel der Rückstoß des Wassers mitwirkt. Versuche mit Amputation der Flossen ergeben dagegen das bemerkenswerthe Resultat, dass der Verlust der beiden Dorsales den Fisch nicht sonderlich alterirt. Ist die erste Aufregung vorüber, so schwimmt er genau so rasch wie zuvor, ob auch genau so mühelos, lässt sich freilich nicht feststellen. Die fernere Wegnahme der Analis hat ebenfalls keine besonderen Folgen, höchstens wäre zu erwähnen, dass gleich nachher das Thier sich möglichst senkrecht zu stellen und mit dem Vorderleibe aus dem Wasser hervorzutauchen anfängt. Selbst die Amputation der Bauchflossen, so dass von allen freien Anhängen nur noch die Brustflossen übrig bleiben, beeinträchtigt die Schwimmfähigkeit nicht wesentlich, und auch die letzteren sind, wie man nach der Amputation sieht, nur für die vertikale oder schräge Erhebung wesentlich, obgleich nicht absolut nothwendig, leisten aber nur wenig, sobald es sich lediglich um die Fortbewegung in der Horizontalen handelt.

Nicht unerwähnt möchte ich den Umstand lassen, dass bei den Scylliiden die unpaaren Flossen in einer deutlichen Schlangenlinie angeordnet sind, und zwar so, dass jedes Mal, wenn auf dem Rücken eine aufhört, auf dem Bauche eine beginnt. Bei einer genaueren Analyse der Bewegungen dürfte auch dieses Verhalten wohl in Betracht zu ziehen sein.

In mancher Beziehung anders gestaltet sich die Sache bei den Haien, welche die vordere Dorsalis auf dem Rumpfe mehr vorn, mitunter recht nahe dem Kopfe, tragen, während die hintere, meist viel kleinere Dorsalis und die ebenfalls kleine Analis weit hinten angebracht sind. Im Gegensatze zu den Scylliiden, welche den Aufenthalt auf dem Grunde lieben und in vergleichsweise seichten Gewässern leben, sind es wohl alle ausdauernde, zum Theile sogar ausgezeichnete Schwimmer, und als solche auf das hohe Meer angewiesen. Hierzu stimmt denn auch vortrefflich die sie gleichfalls sämmtlich charakterisirende Eigenthümlichkeit, dass sie ihre Jungen lebendig zur Welt bringen. Letztere Regel[1] erleidet, so weit uns diese Verhältnisse überhaupt be-

[1] Lebendige Junge gebären von den Haien nur die Scylliiden und die Scyllio-

kannt sind — Johannes Müller (l. p. 225 c. p. 47 ff.) giebt eine gute Zusammenstellung derselben — keine einzige Ausnahme, erstere allerdings wohl. Denn die Notidaniden, obwohl sicherlich gute Schwimmer, entbehren der Rumpfdorsalis, und *Echinorhinus* hat sogar seine beiden unbedeutenden Dorsales ziemlich dicht bei einander in der Gegend des Rumpfendes stehen. Leider kenne ich den letztgenannten Hai gar nicht aus eigener Anschauung und habe von den Notidaniden keine Embryonen zur Untersuchung gehabt, um entscheiden zu können, ob sie eine Rumpfdorsalis besessen haben. Indessen gegenüber der ungemeinen Anzahl von Arten, welche den obigen Satz bestätigen, kommen die wenigen Ausnahmen kaum in Betracht.

Bei *Mustelus* nun, den ich hier zum Typus nehme, weil seine Dorsales weder Stacheln tragen noch auch sonst wie im Bau sich erheblich von denen der Scylliiden unterscheiden, hat die 1. Dorsalis offenbar eine andere Bedeutung als die weiter nach hinten befindliche. Sie steht auf dem relativ unbeweglichen Theile des Körpers; vergleichen wir diesen mit einem Schiffe, so hätten wir das Steuer mitschiffs, den Propeller in Gestalt eines abwechselnd rechts und links hin und her schlagenden breiten Ruders ganz hinten angebracht. Denn in der That kann hier die Musculatur der Flosse, wenn sie überhaupt eine irgend wie beträchtliche Function ausüben soll, nur die haben, die Flosse mehr oder minder schräg zur Richtung der Fortbewegung zu stellen. Und hierzu ist sie namentlich desswegen gut geeignet, weil das frei abstehende Hinterende der Flosse spitz ausgezogen und knorpellos ist, mithin erheblich schräg gestellt werden kann. Dies geschieht denn auch, wie man an lebenden Thieren leicht sehen kann, oft genug. Gleichwohl ist es mir nicht gelungen, volle Sicherheit über die Wirkung der Flosse während des Schwimmens zu erlangen, weil die Bewegungen des Fisches im Ganzen zu unruhig sind und namentlich ein Dahinfahren ohne Schlagen mit dem Schwanze, während dessen man eine Änderung der Richtung durch das bloße Spiel der Rumpfdorsalis bequem würde erkennen können, nicht stattfindet. Dies ist eine sehr bedauerliche Lücke in den Beobachtungen über die Function der Flossen.

Es leuchtet übrigens ein, dass die 1. Dorsalis, auch wenn sie nur als Kiel zur Zuschärfung des Körpers wirken sollte, bei Weitem am vor-

---

lamniden. Wenn man letztere nach dem Vorgange von Hasse als selbständige Familie auffasst, so muss man das Genus *Cheiloscyllium*, da es gleich ihnen die Nasen- und Mundhöhle nicht getrennt hat, ihnen und nicht den Scylliiden anschließen, was Claus (Grundzüge der Zoologie 4. Aufl. 1882. II. p. 199) offenbar ebenfalls in Anlehnung an Hasse thut.

theilhaftesten auf dem relativ unbeweglichen Körpertheile, dem Rumpfe, stehen wird. Gegen sie treten bei den guten Schwimmern die hintere Dorsalis und die Analis stark zurück. Ferner ist bemerkenswerth, aber auch leicht begreiflich, dass im Gegensatze zu den Scylliiden, welche einen kurzen Rumpf und langen Schwanz haben, die übrigen Haie einen vergleichsweise langen Rumpf und kurzen, sich rasch verjüngenden Schwanz besitzen; und wo dies nicht der Fall ist, da ist jedenfalls das Stück vom Ende des Rumpfes bis zum Beginn der Schwanzflosse, d. h. bis da, wo die Sehnen der Seitenmuskeln beginnen, kurz und nur diese selbst stark verlängert. Das Resultat davon ist, dass die Scylliiden sehr lange und wenig intensive Schlängelungen ausführen, mithin zu raschen Wendungen nicht so befähigt sind wie die übrigen Haie, welche sich in dieser Beziehung den guten Schwimmern unter den Knochenfischen nähern. Auffällig ist die Verkürzung des Schwanzes bei *Centrina*, die auch durch ihren auf dem Querschnitt dreieckigen Körper interessant ist; leider habe ich immer nur trächtige Weibchen schwimmen sehen, weiß also nicht, ob sie sich überhaupt rasch von der Stelle bewegen können.

Auffällig ist der Schwund der Analis bei einer ganzen Anzahl von Formen, wie *Echinorhinus*, *Centrina*, *Acanthias*, *Scymnus* etc. Dass sie in Wegfall gekommen ist bei denen, welche sich mit Vorliebe auf den Sand legen oder hineinwühlen und dazu ihren Körper enorm verbreitert haben, ist erklärlich; dagegen weiß ich betreffs der eben genannten echten Haie keinen Rath. Das Verhalten der Analis leitet übrigens zu einer dritten Kategorie von Selachiern, nämlich den Rochen, über. *Pristis* als guter Schwimmer besitzt eine Rumpfdorsalis, während der nahe verwandte *Rhinobatus*, gleich der *Squatina* in diesem Sinne eine Übergangsform, die beiden Dorsales weit nach hinten gerückt hat. Dieser Process schreitet, je weiter wir in der Gruppe der Rochen vorrücken, fort und endet mit einer Verlegung der Dorsales auf das Ende des Schwanzes unter gleichzeitiger Reduction an Größe bis fast zum Schwunde. Auch die Schwanzflosse wird davon betroffen. Da ich aber an dieser Stelle nur die Function, nicht die Nichtfunction der Flossen im Auge habe, so kann ich die Betrachtung dieser Verhältnisse unterlassen. Sie würden hier nur dann von Interesse sein, wenn sie zur Beantwortung der Frage nach der phylogenetischen Herkunft der Flossen Einiges beitragen könnten; da wir es aber bei den Rochen in diesem Punkte allem Anscheine nach nur mit nachträglichen Erwerbungen zu thun haben, so fallen sie nicht ins Gewicht.

Es handelt sich jetzt um die

Phylogenese der unpaaren Flossen der Selachier,

indirect um den Ursprung der Flossen überhaupt, so weit die Befunde an Selachiern darüber Aufschluss zu geben vermögen. Die in der älteren Litteratur vorhandene Controverse hat Mivart (l. p. 241 c. p. 458 ff.) sehr gut aus einander gesetzt. Das Punctum saliens war dabei immer das Skelett, und es konnte sich hier naturgemäß nur um die vier Möglichkeiten handeln: paare und unpaare Flossen sind umgewandelte Theile des Achsenskelettes; sie sind es beide nicht; die paaren sind es und die unpaaren nicht: die unpaaren sind es und die paaren nicht. Im Gegensatze zu »axialen« oder »entoskeletalen« Bildungen können es nur »dermale« oder »ectoskeletale« sein; während also z. B. Gegenbaur die Knorpel der Dorsales als losgelöste und selbständiger gewordene Dornfortsätze anspricht[1], sind Owen, Huxley u. A. m., auch Mivart selbst und Thacher der anderen Meinung. Wir haben aber schon oben gesehen, dass das Skelett ungemein variabel ist, somit eigentlich weittragende Schlüsse nicht gestattet. Es ist daher auch als großes Verdienst Dohrn's zu bezeichnen, dass er die Musculatur der Flosse in den Vordergrund gestellt und von ihr die Entscheidung der Frage abhängig gemacht hat, das Skelett hingegen als etwas Secundäres behandelt. Die paare Musculatur drängt mit Nothwendigkeit dazu, auch die unpaaren Flossen als ursprünglich paar zu bezeichnen; es gilt also sich mit den in ihnen vorhandenen unpaaren Elementen — dem Knorpel und der Haut — abzufinden und nachzuweisen, dass entweder auch sie von Hause aus paar gewesen oder aber ein erst nachträglich in die Flosse hineingerathenes Element sind. Dies hat nun Dohrn in folgender Weise gethan. Aus seinen embryologischen Untersuchungen gelangt er zu dem Resultate, »dass zwei dorsale und zwei ventrale seitliche Falten vorhanden waren, dass aber diese Falten ursprünglich aus metamerisch getrennten Fortsätzen der Segmente bestanden« (p. 179). Und weiter: »Die Falten hatten offenbar ihre Bedeutung in der Erleichterung der Locomotion und der Gleichgewichtsstellung der Thiere. Wenn aber die Locomotion doch im Wesentlichen durch die Muskeln des Körpers selbst besorgt ward, so war eine vierfache Faltenbildung vom Übel. die Balance des Körpers wurde durch zwei horizontale, oder durch zwei vertikale Falten vollkommen gesichert; jede weitere Oberflächenver-

[1] C. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1874. p. 488. Über die Analis lässt er sich hier nicht aus. Vgl. auch oben p. 236 die Ansicht Davidoff's. Ähnlich Hubrecht im Bronn p. 21.

größerung durch Faltenbildung hätte nur die Geschwindigkeit der Bewegung hemmen können. Offenbar ist dies auch der Grund, warum wir die Verschmelzung der dorsalen Gebilde zur dorsalen unpaaren Falte, und die der ventralen hinter dem After zur unpaaren Bauchflosse gewahren.« Dohrn behandelt also die unpaare Hautfalte, welche in der Ontogenese der Vorläufer der unpaaren Flossen ist, als etwas Nebensächliches und geräth dadurch in den denkbar schärfsten Gegensatz zur herrschenden Richtung, welche die unpaaren Flossen von einer continuirlichen Hautfalte ableiten will. Es lohnt sich daher gewiss der Mühe, ja es ist mit Rücksicht auf die Ontogenese der Scylliiden unabweislich zu untersuchen, wie sich die Flosse zu der Hautfalte verhält. Ganz vor Kurzem noch hat auch Cunningham [1] dies versucht, freilich mit nicht viel Glück. Er beobachtet an einem pelagischen jungen Fischlein, das mit einem Dottersacke versehen umherschwimmt, vor dem After eine Hautfalte, nimmt dieselbe sofort als Anlage einer unpaaren Flosse in Anspruch und erklärt sich daher gegen Dohrn's Ableitung der unpaaren postanalen Flosse von paaren Gebilden. Hierbei hat er nur zweierlei übersehen. Erstlich, dass derartige Fälle schon zu Dutzenden bekannt sind. So verweist z. B. Stannius in seinem Handbuche der Anatomie der Wirbelthiere (2. Aufl. 1854. 1. Buch p. 96 Anm. 1), also einem allgemein verbreiteten Lehrbuche, auf eine hierher gehörige Beobachtung von Baer's und behandelt die Sache überhaupt als ganz geläufig. Ferner giebt A. Agassiz in seiner Entwicklung der Knochenfische [2] eine große Anzahl Abbildungen. Auch Balfour und Parker [3] zeichnen in einem den Engländern doch wohl leicht zugänglichen Werke über die Entwicklung von *Lepidosteus* eine solche praeanale Hautfalte und das Gleiche thut Parker allein mit Bezug auf *Acipenser* [4]. Und wenn Balfour, welcher Schnitte durch diese Körpergegend abbildet, die Falte in keiner Weise phylogenetisch verwerthet hat, so ist dies wohl schon ein Beweis dafür, dass nicht viel mit ihr anzufangen ist. Cunning-

[1] J. T. Cunningham, Critical Note on the latest Theory in Vertebrate Morphology. in: Proc. R. Soc. Edinburgh, Session 1883/4. p. 759—765. Fig. Er bildet eine pelagische Fischlarve ab, bei welcher der After ungemein weit nach hinten gerückt und der Dottersack sehr groß ist. Von älteren Beobachtungen dieser Art citirt er nur die von Kupffer am Hering gemachte.

[2] Alexander Agassiz, On the young stages of osseous fishes. Part. 3. in: Proc. Amer. Acad. Arts and Sc. Vol. 17. 1882. p. 271 ff.

[3] l. p. 242. c. Taf. 21 Fig. 12 etc.

[4] W. N. Parker, On the Structure and Development of the Skull in Sturgeons (*Acipenser ruthenus* and *A. sturio*). in: Phil. Trans. London Vol. 173. 1882. p. 139 ff. Taf. 12. Fig. 2 etc.

HAM hat aber — und dies ist der zweite Fehler — ohne sich groß um die Structur des praeanalen Organes zu kümmern, es direct für eine Flosse erklärt. Es fragt sich also, was macht die Flosse zu einer Flosse und unterscheidet sie zugleich von einer Hautfalte? Offenbar die active Beweglichkeit mittels eigener Muskeln. Man darf allerdings die Fettflosse der Salmoniden noch als solche bezeichnen, obwohl sie nach LA VALETTE (1. p. 238 c. p. 191) nur Bindegewebe enthält — es ist eben die Annahme erlaubt, dass sie in früheren Perioden Musculatur besessen hat — aber man hat kein Recht dazu, eine Hautfalte für eine Flosse zu erklären. Dies sieht aus wie ein Streit um Worte, ist es aber nicht. Natürlich will auch die Hautfalte erklärt sein. In dem CUNNINGHAM'schen Falle ist das nicht schwer, denn es lässt sich einsehen, dass bei Fischen mit voluminösem Dottersacke eine ventrale Hautfalte als Kiel zur Erhaltung des Gleichgewichtes nur vortheilhaft sein kann, und zwar je ausgedehnter desto besser. Dies würde ihr Auftreten vor dem After erklärlich machen, zumal wenn man bedenkt, dass die ungemein starke Vorwölbung des Bauches durch den Dottersack eine Hautfalte hinter letzterem schon rein physikalisch so gut wie bedingt. Es wäre nun sehr interessant, wenn solche Abortivknospen, wie sie DOHRN bei Selachiern zwischen den paaren Flossen beschrieben hat, auch bei Knochenfischen vorkämen und in die praeanale Hautfalte hineinwanderten, um sich später zurückzubilden. Indessen bisher haben weder Andere noch auch ich Derartiges gesehen, und es handelt sich daher hier lediglich um eine Hautfalte, die später wieder verstreicht.

Wie steht es nun mit der in so großer Ausdehnung erscheinenden unpaaren Hautfalte der Scylliiden? Konnte man die praeanale der jungen, mit Dottersack umherschwimmenden Fische als eine Erwerbung neueren Datums auffassen, so geht das hier auf den ersten Blick nicht an. Ein rein embryonales Organ, wie die äußeren Kiemenfäden, ist sie in unserem Falle nicht; es wird daher nichts übrig bleiben, als in ihr ein Gebilde zu sehen, das früher einmal den Selachiern oder ihren Vorfahren während ihres postembryonalen Lebens gedient hat und nun bei denjenigen Formen, welche ihre Entwicklung noch nicht stark verkürzt haben, ontogenetisch wiederholt wird. Nur bei den Scylliiden, die sich außerdem durch den Besitz der Parapodoide auszeichnen, und bei *Raja* geschieht dies; alle übrigen Selachier, so weit sie ovipar sind, legen ihre Flossen ohne dieses vergängliche Gebilde an. Mit Rücksicht auf die Parapodoide, in deren Region sich die unpaare Hautfalte ebenfalls erstreckt (Taf. 15 Fig. 7), könnte man vermuthen, dass die Vorfahren der Selachier, als sie noch im Besitze der Parapodien waren,

bereits eine unsegmentirte, unpaare, dorsale und ventrale Erhebung der Haut besaßen, welche als Kiel fungirte und bei schneller Bewegung nur nützlich wirken konnte. Ich ginge auch gern noch einen Schritt weiter und nähme an: als der Körper dieser Thiere allmählich an Größe gewann, mithin auch die supponirte Hautfalte, wenn auch nicht relativ, so doch absolut wuchs, verdichtete sich in ihr das Bindegewebe continuirlich in der Mittellinie zu einer Stützplatte, die allmählich den Charakter des Knorpels annahm. Letzterer wäre also von Hause aus unpaar und unsegmentirt gewesen, was mit seiner Entwicklung beim Embryo durchaus harmoniren würde, und so wäre die mediane Hautfalte in ihrer Bedeutung für die Ökonomie des Thieres noch verstärkt. Allein was den unpaaren Flossen recht ist, ist den paaren billig: die durchaus gleichartige Entwicklung würde auch hier zur Annahme von Hautfalten mit Knorpel darin nöthigen. Wie aber würden hier die Muskeln des einen seitlichen Parapodiums — habe es nun lateral oder medial von der hier seitlichen Hautfalte gelegen — auf die beiden Seiten des Knorpels gerathen, wenn dieser vorher schon da war? Schon dieser Umstand zwingt uns dazu, die Präexistenz des Knorpels fallen zu lassen; er kann eben nur in Folge der Muskelaction entstanden sein.

Aber auch die Hautfalte allein ist bei den ausgewachsenen Vorfahren der Selachier schwerlich vorhanden gewesen. Setzen wir den mit vier Reihen Parapodien versehenen »Wirbelwurm«, zu dessen Annahme ich durch den Nachweis der Parapodoide noch einen Grund mehr geliefert zu haben glaube. Rückten durch Ausfall der ihnen zunächst gelegenen Theile der Körperwandung die beiden dorsalen resp. ventralen Parapodien ein und desselben Segmentes einander so nahe, dass sie sich in ihren Bewegungen hemmten, so mussten die nach der Mediane zu gelegenen Muskeln allmählich zu Grunde gehen oder ihre Zugrichtung ändern; vielleicht dürfen wir in den zwei hinter einander gelegenen Muskelknospen, welche jedes Myotom producirt, noch einen Hinweis auf die beiden Muskelgruppen jedes Parapodiums erblicken. Eine Vermehrung der Borsten in der Längsachse des Thieres musste allmählich zur Berührung der hinter einander gelegenen Parapodien ein und desselben Antimeres führen und von da zur völligen Verschmelzung derselben wird auch wohl nicht weit gewesen sein. Die Verbindung der Borsten durch eine Haut kommt ja auch bei Anneliden vor; wir haben hier also einen Zustand, welcher dem der Haut mit den Hornfäden bei den Selachiern zum wenigsten analog ist. Und so wären wir bei zwei ganz dicht neben einander gelegenen Hautfalten mit Borsten darin, welche durch Muskeln bewegt wurden, angekommen, aus denen

leicht die unpaare Flosse in ihrer heutigen Gestalt abgeleitet werden kann. Dies macht die Annahme einer älteren, aber noch zu derselben Zeit vorhandenen medianen Hautfalte überflüssig. Nun erstreckt sich aber, wie bekannt, der vergängliche Hautsaum der Scylliiden nach hinten in die Region der Parapodoide, nach vorn in diejenige der großen parapodoidalen Hautzähne hinein. Dies fordert eine Erklärung, und ich finde sie in der doch wohl nicht unwahrscheinlichen Annahme, dass auch die jungen Selachier in früheren Zeiten mit einem voluminösen Dottersacke umherschwammen und so eines Kieles um so mehr bedurften, je größer sie selbst waren. Demnach hätten wir hier ein rein larvales Organ vor uns.

Wie man sieht, stimme ich im Wesentlichen mit Dohrn überein. Die Herleitung der Flosse von segmental angeordneten Parapodien, in denen die Muskeln die Hauptrolle spielen, lässt natürlich die Knorpel als sekundäre, durch den Zug der Muskeln hervorgerufene und auch durch ihn nachträglich gegliederte Bildungen erscheinen, und so finden wir denn auch, dass ihre Zahl von derjenigen der Muskelknospen abhängt. Dies ändert sich allerdings, wenn die Musculatur nachträglich in Wegfall kommt, wie bei der ganzen Caudalis dorsalis mit Ausnahme der Region der Parapodoide. Hier werden die ich möchte sagen Willkürlichkeiten bei der Entstehung der Knorpel im Embryo nicht wieder durch die gleichzeitig heranwachsende Musculatur beseitigt, sondern können sich ungehindert entfalten. Auch die veränderte Richtung der Muskeln im ventralen Theile der Caudalis muss als etwas Nachträgliches aufgefasst werden, für dessen Nothwendigkeit uns freilich einstweilen noch das Verständnis fehlt.

Ein sämmtlichen Flossen gemeinsames Moment ist der gedrungene Bau und die Richtung schräg nach hinten. Im Laufe der Ontogenese rücken die anfänglich weit von einander entfernten Muskelknospen zusammen, und zwar thun dies die vordersten am stärksten. In Folge davon haben die Nerven zum Theil sehr lange Bahnen zu verlaufen. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man annimmt, dass die Flossen nur dann vortheilhaft wirken konnten, wenn sie dem Wasser vorn einen möglichst geringen Widerstand boten, und kann auch hier wieder die Verhältnisse bei unsern Schiffen, wo Maste und Schornsteine schräg nach hinten ragen, zum Vergleiche heranziehen. Selbstredend stehen ebenfalls die Knorpel, wenn sie nicht etwa zu ungegliederten Platten verschmolzen, nicht senkrecht zur Längsachse des Thieres. Da sie aber phylogenetisch unter steter Abhängigkeit von der Musculatur später als diese entstanden, so treffen sie bei ihrem ontogenetischen centripe-

talen Wachsthum auf andere Theile des Achsenskelettes, als sie eigentlich sollten. Dies ist besonders auffällig an der Caudalis, wo die ganze Wirbelsäule stark gestreckt ist. Bekanntlich legen sich die Myotome genau quer an, richten sich aber dann unter allmählicher Umwandlung zur Seitenmusculatur in der Art schräg, dass ihre dorsalen und ventralen Hälften die Schenkel eines immer spitzer werdenden Winkels bilden, dessen Scheitel weiter nach vorn liegt. Während aber die Nerven diese Verschiebung der Myotome völlig mitzumachen genöthigt sind, thun es die viel später auftretenden Knorpel nur in geringem Grade. Diese Schrägstellung in der Caudalis ventralis, obwohl der Zug der Muskeln hier in der entgegengesetzten Richtung wirkt, legt auch noch Zeugnis davon ab, dass früher am Ende des Schwanzes eine echte Flosse ohne nähere Beziehungen ihrer Knorpel zum Achsenskelette bestand, wie wir sie heut zu Tage noch in der Analis vor uns sehen.

Ehe wir die Betrachtung der Phylogenese der Flossen beenden können, bleibt noch ein wichtiger Punkt zu erledigen. Wie verhalten sich die verschiedenen Dorsales zu einander? Die Fälle, welche thatsächlich vorkommen, sind folgende. Entweder es fehlt die Rumpfdorsalis und dann haben wir 2 oder 1 sehr oft weit nach hinten stehende Dorsales, oder es existirt eine Rumpfdorsalis und dann ist stets nur eine einzige auf dem Schwanze vorhanden. Die letztere kann freilich relativ sehr klein sein, so bei *Zygaena* etc., aber zum völligen Ausfalle, wie er bei der Analis vorliegt, ist es nicht gekommen. Soll man nun annehmen, diese eine Schwanzdorsalis entspreche der hintersten der bei den Scylliiden vorkommenden und die vorderste derselben sei auf den Rumpf gewandert? Hierzu liegt absolut kein Grund vor, wenigstens ist in der Ontogenese auch nicht der geringste Hinweis auf derartige phylogenetische Verschiebung enthalten. Betrachten wir aber zunächst einen einfacheren Fall. Die Notidaniden haben in ihren 7 Kiemenspalten gegenüber den 5 aller übrigen Selachier ein Zeichen hohen Alters aufzuweisen, denn falls man nicht annehmen will, dass sie die 2 überzähligen nachträglich wieder erworben haben, so muss man ihre Trennung vom Selachierstamme bereits dann geschehen sein lassen, als noch Alle 7 Kiemenspalten besaßen. Ihnen kommen in Bezug auf die Flossen die gleichfalls archaistischen Scylliiden nahe, jedoch haben die letzteren 2 Schwanzdorsales, jene nur eine. Nehmen wir nun die Lage des Anus als festen Punkt an, was wir thun müssen, falls wir überhaupt noch festen Boden unter den Füßen behalten wollen. Ihr entspricht die Ausdehnung der Leibeshöhle nach hinten, und dieser wiederum im Achsenskelette das Auftreten der sogenannten Halbwirbel, über deren Valenz

ich noch zu berichten habe. Zwei Exemplare von *Heptanchus cinereus*, die ich skeletirte — beide über 1 m lang — zeigten 55 resp. 57 ganze und dann noch etwa 80 Halbwirbel. Der erste Knorpel der Dorsalis lag aber senkrecht über dem 52. Wirbel, also gehört, da ganz allgemein die Flosse weiter nach hinten steht, als sie gemäß den zugehörigen Nerven sollte (s. oben p. 255), der Anfang der Flosse zum Rumpfe, das Ende zum Schwanze. Bei einem 3. Exemplar mit 58 ganzen Wirbeln konnte ich auch constatiren, dass der vorderste in die Flosse hineingehende Nerv der 52., also ein Rumpfnerv war.

Unter den Scylliiden zählt *Pristiurus* im Ganzen über 140 Wirbel, von denen aber nur die ersten 39 ganze sind. Hier steht die vorderste Dorsalis mit ihrem ersten Knorpel über dem 40. Wirbel, gehört aber nach Zählung der Nerven zum 36. bis 41. (oder 36. bis 42.) Segmente, steht mithin gleichfalls auf der Grenze von Rumpf und Schwanz. Nichts hindert uns daher in diesem Falle anzunehmen, dass beide Bildungen streng homolog, nicht bloß homodynam sind. Wie aber sieht es mit der hintersten Flosse aus? Bei den Notidaniden fehlt sie, bei *Pristiurus* steht sie über dem 68. Wirbel und gehört zum 52. bis 55. (oder 53. bis 56.) Neurotome. Entweder hat sie also auch bei jenen bestanden und ist nachträglich verschwunden, ohne (wenigstens beim erwachsenen Thiere) irgend eine Spur zu hinterlassen — oder die Scylliiden haben sie nachträglich erworben. Mit Rücksicht auf den Umstand, dass, wie die Abortivknospen deutlich zeigen, die Dorsales der Scylliiden früher eine größere Ausdehnung besessen haben als gegenwärtig, kann man sich natürlich nur für die erstere Alternative entscheiden, muss also sagen, die Notidaniden haben die eigentliche Schwanzdorsalis eingebüßt; vielleicht sind in der Ontogenese noch ihre Spuren erhalten.

Gehen wir nun zu einem Falle über, in welchem eine echte Rumpfdorsalis vorhanden ist. Bei dem »Squale faux« oder *Alopias vulpes* giebt Cuvier[1] 365, Günther (l. p. 227 c. p. 518) 364 Wirbel an, die höchste Zahl, welche überhaupt bei Selachiern beobachtet worden ist. Von ihnen sind 95 »thoraciques« und 270 »caudales«. Dieser lag mir leider zur Untersuchung nicht vor. Bei *Carcharias glaucus* hingegen, von dem ich zwei je etwa 40 cm lange Embryonen zergliedern konnte, endet die Leibeshöhle mit dem 88. Wirbel[2] und es

[1] G. Cuvier, Leçons d'Anatomie comparée. 2. Edit. Tome I. 1835. p. 232.

[2] Ich kann hiermit die Angabe von Davidoff (p. 469), die Bauchflosse werde vom 27. bis 35. Nerven versorgt, nicht gut vereinigen. Freilich giebt er die Species

sind ihrer im Ganzen gegen 240 vorhanden, also gleichfalls eine höchst ansehnliche Menge. Die hinterste Dorsalis beginnt etwa über dem 118. Wirbel, würde also etwa 29 Wirbel hinter dem After anfangen, mithin der Schwanzdorsalis bei *Pristiurus* entsprechen, die am 68. — 40 = 28. Schwanzwirbel anfängt. Hierzu stimmt auch die Innervirung: bei *Pristiurus* vom 52. — 40 = 12., bei *Carcharias* vom 100. — 89 = 11. Schwanznerven. Dagegen steht die 1. Dorsalis weit vorn: sie beginnt über dem 56. Wirbel und wird vom 51. bis 66. (?) Nerv versorgt, ist mithin sui generis, da von ihrem Anfange bis zum Ende der Leibeshöhle noch 88 — 51 = 37 Nerven liegen. Wir haben auch hier wiederum nur die Wahl, ob wir sie als eine nachträgliche Erwerbung von *Carcharias* ansehen oder ihr Nichtvorhandensein bei den vorher betrachteten Formen durch einen Ausfall erklären wollen, und können wiederum nicht zweifelhaft sein. Wenn nämlich unbeschadet wichtiger Functionen des Körpers die Zahl der Rumpfsegmente von 88 bei *Carcharias* auf 39 bei *Pristiurus* sinken kann, wenn also eine Unmenge Segmente entweder geradezu ausgefallen oder mit anderen verschmolzen sind, so kann auch die 1. Dorsalis in Wegfall gekommen sein. Allerdings ist von vorn herein die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die größere Anzahl Metamere aus der geringeren durch Knospung hervorgegangen sei; aber alsdann würde das Auftreten einer Flosse, wo doch die unmittelbar vorhergehenden und folgenden Segmente ohne eine solche waren, mehr Unwahrscheinliches an sich haben, als die entgegengesetzte Annahme. Danach würden also die ältesten Selachier eine Rumpfdorsalis entweder schon in der heutigen Begrenzung oder doch ihr sehr ähnlich besessen und die Notidaniden, Scylliiden und Rochen sie und auch wohl die Segmente, welche sie trugen, verloren haben.

Von *Carcharias* mit seiner enormen Wirbelzahl lassen sich eine Anzahl von mir näher untersuchter Formen leicht ableiten. Überall ist eine 1. (Rumpf-) und eine Schwanzdorsalis vorhanden, überall fehlt die zweite, welche auf der Grenze von Rumpf und Schwanz steht. So bei *Mustelus*, *Galeus*, *Zygaena*, *Acanthias*, *Centrophorus*: bezüglich der Einzelheiten s. unten p. 273. Andere hingegen besitzen eine 2. Dorsalis an Stelle der 3., so *Centrina*. *Spinax*. *Scymnus* und wahrscheinlich auch *Cestracion* und *Lamna*. Während aber die 2. Dorsalis stets annähernd auf der Grenze von Rumpf und Schwanz sich

---

nicht an. Nach Duméril, p. 13 hat laut Schultze's Angaben *Carcharias glaucus* 33 + 99 = 132 Wirbel; dies würde also zu Davidoff passen.

befindet, ist der Platz für die Schwanzdorsalis ein sehr wechselnder: so z. B. beginnt sie bei *Centrophorus* über dem 8., bei *Carcharias* über dem 29. Halbwirbel. Man wird daher auch gut thun, hier zwischen einer 3. und 4. Dorsalis zu unterscheiden (s. unten p. 273 die Tabelle), die freilich nur die Überreste einer einheitlichen Schwanzdorsalis darstellen.

Sehr lehrreich in Bezug auf den Ausfall von Wirbeln, von dem ich bisher schon oft geredet habe, ohne aber dafür irgend eine Art von Beweis zu erbringen, sind natürlich die Verhältnisse bei nahe verwandten Formen, also den Arten einer und derselben Gattung. Hierher zählt vor Allen das Genus *Mustelus*. Seine beiden Arten sind einander äußerlich so ähnlich, dass sie ausgewachsen nur schwer zu unterscheiden sind, während dies bei den älteren Embryonen (s. unten p. 276) leicht angeht. Es zeigt sich nun, dass in beiden Arten die 1. Dorsalis genau über dem 20. Wirbel beginnt; da nun die zufolge dem Verhalten der Embryonen ältere Art 38, die jüngere nur 34 (oder sogar nur 33) einfache Wirbel hat, so ist die Annahme unvermeidlich, aber auch hinreichend begründet, dass in der Region hinter dem Ende der 1. Dorsalis und vor dem After 4 (oder 5) Segmente ausgefallen sind. Ein Gleiches gilt für die 3. Dorsalis, die 23 resp. 17 Wirbel hinter dem 1. Doppelwirbel beginnt, und eben so für die übrigen Regionen des Schwanzes, auf die hier näher einzugehen nicht lohnt. Auch die beiden hiesigen Arten von *Acanthias* zeigen Ähnliches; nur fehlt es hier zur Zeit wenigstens an einem von der Anzahl der Metameren unabhängigen Kennzeichen, um zu entscheiden, welche Species von der anderen abzuleiten sei. — Eben so ist *Scyllium* lehrreich. Bei der größeren Art *stellare* stimmen, abgesehen von der 1. Dorsalis, die Zahlen für den Schwanz sehr gut zu denen von *canicula*, und nur die Anzahl der Rumpf- und Schwanzsegmente ist um 9 resp. 8 höher als bei der genannten kleineren Art (s. unten p. 273 Tabelle). Beide Arten differiren in diesem Punkte merkwürdigerweise stärker von einander als von *Pristiurus*. Homolog sind aber offenbar die 2. Dorsales hier ebenfalls; man muss nur in Betracht ziehen, dass die von *stellare* 2 Knorpel mehr zählt als die von *canicula* und mit ihnen nach Ausweis der Nerven eben noch in die Rumpfregion hineinragt, während die andere genau am Anfange des Schwanzes steht. Auch hier sprechen sowohl der Flossensaum als die Abortivknospen dafür, dass *canicula* die jüngere, reducirtere Form ist.

Auch die Rochen und die Formen, welche zu ihnen überleiten, sind es werth, in Betreff der Homodynamie der Flossen an dieser Stelle

kurz besprochen zu werden. Ihnen allen fehlt die Analis und die 1. Dorsalis. Wenden wir nun dieselben Kriterien an wie oben, d. h. betrachten wir den 1. Halbwirbel als den festen Punkt, von dem aus wir nach hinten und nach vorn zu zählen, so erhalten wir beispielsweise für den haiähnlichen Rochen *Rhinobatus* mit 145 Halbwirbeln eine 4. Dorsalis, welche über dem 30. Doppelwirbel beginnt, also der 4. Dorsalis bei *Carcharias*, der 148 Doppelwirbel hat, recht gut entspricht. Die folgende Dorsalis über dem 70. Halbwirbel könnte demnach als 5. bezeichnet werden. Nehmen wir aber *Dasybatis*, der nur noch 94 Halbwirbel hat, so sind die betreffenden Zahlen 55 und 65, somit stände hier die 4. Dorsalis auffällig weit nach hinten; wir thun daher besser hier eine 5. und 6. anzunehmen und die hinterste von *Rhinobatus* gleichfalls als 6. zu bezeichnen. Beide Gattungen sind übrigens dadurch charakterisirt, dass der 1. Halbwirbel der 55. resp. 56. in der ganzen Reihe ist, was auf Verwandtschaft mit den Notidaniden, wo es der 55. bis 58. ist, hinweisen möchte. Bei *Squatina*, welche als rochenähnlicher Hai bezeichnet werden darf, beginnen die Halbwirbel in der Species α mit dem 45., in β mit dem 51. bis 54.[1] und stehen die Flossen über dem 12. bis 15. resp. 29. bis 31., und über dem 19. bis 23. resp. 38. bis 42., demnach müssen wir sogar für α eine 3. und 4., für β eine 4. und 5. Dorsalis annehmen. In beiden Arten wird die 2. durch hohe Knorpelstäbe vertreten (Taf. 18 Fig. 1). Bei *Torpedo ocellata* mit 73 Halbwirbeln haben wir die Zahlen 12 resp. 28. In diesem Falle ist aber, wie die Schnitte durch Embryonen lehren (Taf. 15 Fig. 15), die vorderste Flosse bestimmt eine 2., also die folgende wohl eine 3. Dorsalis. Man ersieht zugleich, wie schwer es bei diesen hierin stark abgeänderten Formen allein aus der Betrachtung der erwachsenen Thiere hält, Sicherheit zu erlangen, und namentlich wie trügerisch die Beziehungen des Achsenskelettes zu dem der Rückenflossen für die Beurtheilung der Homologien werden können. Allerdings liegt ein Fingerzeig darauf in dem Verhalten der Nerven und auch der Musculatur, die gerade bei *Torpedo* ungemein schräg von vorn her in die Flosse eintritt. Da mir aber mit Ausnahme von *Torpedo* die richtigen Embryonalstadien bisher noch gefehlt haben, so möchte ich diese kurze Auseinandersetzung über die Flossen der Rochen nur als ganz provisorisch bezeichnen.

---

[1] Da ich ausschließlich Embryonen von verschiedenen Altersstufen zur Untersuchung hatte, so sind diese Schwankungen erklärlich.

Es ergeben sich daher allein für die Dorsales folgende Combinationen:

2. Dorsalis allein vorhanden.	Analis vorhanden.	Notidaniden.
2. und 4. Dorsalis vorhanden.	Analis vorhanden.	Scylliiden.
2. und 3. Dorsalis vorhanden.	Analis fehlt.	*Torpedo*.
3. u. 4. (4. u. 5.) Dorsalis vorhanden.	Analis fehlt.	*Squatina*.
4. und 6. Dorsalis vorhanden.	Analis fehlt.	(*Rhinobatus*.)
5. und 6. Dorsalis vorhanden.	Analis fehlt.	(*Dasybatis*.)
1. und 2. Dorsalis vorhanden.	Analis fehlt.	*Scymnus, Spinax, Centrina*.
1. und 3. Dorsalis vorhanden.	Analis vorhanden.	*Zygaena, Mustelus, Galeus*.
1. und 3. Dorsalis vorhanden.	Analis fehlt.	*Centrophorus, Acanthias*.
1. und 4. Dorsalis vorhanden.	Analis vorhanden.	*Carcharias*.

Warum gerade diese und nicht auch noch andere? Hierauf fehlt zur Zeit jede Antwort. Es ist aber ein Punkt hierbei auffällig. Verlässt man sich darauf, dass der 1. Halbwirbel wirklich einen fixen Punkt darstellt und dass man die darauf folgenden Wirbel, falls ihre Gesammtzahl bei zwei Formen stimmt, auch als homolog ansehen darf, so gelangt man zu dem Resultate, dass die 5. Dorsalis der beiden langschwänzigen Rochen bei *Carcharias* in der dorsalen Schwanzflosse stecken muss. Letztere beginnt nämlich schon am 148. — 89 = 59. Halbwirbel.

Wie man sieht, bleibt die Besprechung der Flossen, so wie man sich auf die Besonderheiten derselben in den einzelnen Gruppen einlässt, wegen Mangels an geeignetem Materiale ziemlich unfruchtbar. Ich habe daher auch von vorn herein darauf Verzicht geleistet, die Analis und Caudalis in ähnlicher Weise zu untersuchen. Das einzige allgemeine Ergebnis von einiger Wichtigkeit scheint mir zu sein, dass ich den Ausfall von Metameren innerhalb des Selachierstammes für nahestehende Formen — Arten derselben Gattung — nahezu sicher, für entferntere wenigstens ziemlich wahrscheinlich gemacht habe. Die Beweisführung stützt sich allerdings darauf, dass die Lage des Afters für alle Formen gleichgesetzt, gewissermaßen als Nullpunkt angenommen wird — hiergegen dürfte kaum etwas einzuwenden sein, denn man wird doch nicht glauben wollen, es gebe für die einzelnen Selachiergruppen verschiedene After — und ferner darauf, dass zu dem After der 1. Halbwirbel in einer ganz constanten Beziehung stehe (s. unten p. 271). Dies macht eine Discussion über die

Halbwirbel der Selachier

nothwendig, um so mehr als in der Litteratur hierüber irrige Angaben verbreitet sind.

Ich wurde auf sie zuerst bei Betrachtung des Skelettes von *Pristiurus* aufmerksam, als ich die Insertion der Flossenknorpel festzustellen suchte. Erst geraume Zeit später, als ich mich schon eingehend mit ihnen beschäftigt hatte, fand ich die auf sie bezüglichen litterarischen Notizen, bei deren Sammlung sich ergab, dass die älteren Angaben von den neueren Autoren gar nicht citirt werden. So lesen wir in GÖTTE's berühmtem Werke über die Entwicklung der Unke[1], an einer Stelle also, wo man derartiges nicht vermuthen würde: »Dies erinnert offenbar an KÖLLIKER's Beobachtung von der Wirbelverdoppelung bei Haien, wobei jedoch auch die Nerven sich verdoppelten. Ich finde dagegen im Schwanze von *Scyllium* doppelt so viele vollständige Wirbel als Ganglien und Muskelsegmente. Dass diese merkwürdige Erscheinung aus einer nachträglichen Theilung hervorgehe, muss ich bezweifeln, weil alsdann die Bögen, Intercalarknorpel und discrete Dornfortsatzanlagen sich nicht einfach neben einander verdoppeln, sondern auf unbegreifliche Weise alternirend stellen müssten.«

Und indem er sich hierauf bezieht, setzt er bei einer anderen Gelegenheit[2] hinzu: »Die Verkürzung [der Doppelkegel der Wirbelsäule] tritt im Allgemeinen in den hinteren Partien des Körpers ein (*Scyllium*, *Carcharias* u. a.), was zum Theil mit der dort stattfindenden Verdoppelung der Wirbel zusammenhängt. Aber auch das umgekehrte Verhältnis lehrte KÖLLIKER bei *Heptanchus* kennen, so dass wir auf diese Variationen ein besonderes Gewicht nicht zu legen haben.« KÖLLIKER[3] nun macht eine Angabe, die ich ihrer Wichtigkeit halber hier in extenso wiedergebe. Sie lautet: »Eine sehr bemerkenswerthe Thatsache ist noch die, dass bei *Heptanchus* im hinteren und vorderen Theil der Wirbelsäule die Zahl der Wirbel um das Doppelte größer ist als in der Mitte. An Längsschnitten größerer Stücke Wirbelsäule aus der Mitte des Körpers erkennt man leicht, dass hier die Wirbelkörperrudimente in den Septis der Chorda gerade um das Doppelte so weit von einander abstehen, als hinten die ausgebildeten Doppelkegel und vorn

---

[1] ALEXANDER GÖTTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere. Leipzig 1875. Citat p. 418 Anm.

[2] A. GÖTTE, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. in: Arch. Mikr. Anat. 15. Bd. 1878. p. 442—541. T. 28—33. Citat p. 484.

[3] A. KÖLLIKER, Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderen Fische. in: Verh. Physik.-Med. Ges. Würzburg. 10. Bd. 1860. p. 193—242. T. 2 u. 3.

die Scheidewände, und im Grenzgebiete der drei Abschnitte zeigt sich, dass dieses auffallende Verhalten daher rührt, dass an gewissen Stellen zwischen den schon vorhandenen Scheidewänden und Wirbelkörperanlagen genau in der Mitte neue auftreten, die dann bald so weit sich organisiren, wie die anderen. . . . Bemerkenswerth ist übrigens, dass die Zahl der Bogenstücke und Rückenmarksnerven in der ganzen Länge der Wirbelsäule dieselbe ist, so dass mithin den Wirbelkörpern in der Mitte derselben immer zwei obere und zwei untere Bogen entsprechen, und möchte ich fast glauben, dass die Wirbelkörper ursprünglich in der ganzen Länge der Wirbelsäule nur in der halben Zahl sich anlegen und dann erst secundär von vorn und hinten gegen die Mitte sich verdoppeln.«

Wie man sieht, zeichnet sich die ganze Auseinandersetzung nicht durch besondere Klarheit aus, und so kann man Götte es nicht verübeln, wenn er aus ihr etwas herausgelesen hat, was ihr Autor wohl nicht hat hineinlegen wollen[1]. Auch mir ist das Verständnis für die eigenthümliche Bildung erst aufgegangen, als ich *Heptanchus* selbst zu untersuchen Gelegenheit fand. Kölliker's Beobachtung ist nämlich völlig richtig, hat aber nur Gültigkeit für die wenigen Wirbel, welche an der Grenze zwischen Rumpf und Schwanz stehen (s. unten p. 266). Übrigens hat schon Johannes Müller[2] ein ähnliches Verhältnis beschrieben: »Bei *Zygaena* fand ich noch das merkwürdige, dass an einigen Wirbeln des mittleren Theiles der Wirbelsäule sogar drei Bogenstücke hinter einander auf einen Wirbel jederseits kommen, während die meisten Wirbel nur zwei Bogenpaare haben. Hier sind also ausnahmsweise 2 *ossa intercalaria* auf jeder Seite, die an Größe den eigentlichen Bogenschenkeln gleich kommen.« Auch Stannius[3] berührt diesen Punkt, allerdings nur nebenher und auch lediglich auf Grund einer älteren Arbeit von Robin[4] aus dem Jahre 1847, welche

[1] Bei Haswell (l. p. 241 c. p. 73) finde ich die ganz kurze Notiz: »in some sharks (*Notidanus* for example), each vertebra in the caudal region bears two neural arches«. Auch sie scheint mir auf einem Missverständnisse Kölliker's zu beruhen.

[2] Johannes Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, der Cyclostomen mit durchbohrtem Gaumen. 1. Theil. Osteologie und Myologie. in: Physik. Math. Abh. Akad. Berlin 1834. p. 65 ff. Citat p. 156.

[3] Hermann Stannius, Das peripherische Nervensystem der Fische, anatomisch und physiologisch untersucht. Rectorats-Programm. Rostock 1849. 156 pag. 5 T.

[4] Ch. Robin, Recherches sur un appareil qui se trouve sur les poissons du

den Sachverhalt bei *Raja batis* genau wiedergiebt. Der Schwanztheil der Rochen ist dadurch charakterisirt, dass »auf je zwei Wirbel nur eine hintere und eine vordere Wurzel [des Spinalnerven] kommt. Durch den Bogen des einen Wirbels tritt die vordere, durch den des folgenden Wirbels die hintere Wurzel aus« (Stannius p. 115). Dies ist weiter vorn nicht der Fall, sondern hier tritt die vordere Wurzel aus dem Bogen (cartilago intercruralis), die hintere aus dem Schaltstücke (cartilago cruralis) aus, wie Stannius ausdrücklich für *Raja*, *Rhinobatus*, *Spinax* und *Carcharias* angiebt. Dies wird aber neuerdings von Götte (Arch. Mikr. Anat. 15. Bd. p. 501 Anm.) berichtigt: »Bei *Acanthias* durchbohrt die motorische Wurzel den eigentlichen Wirbelbogen, die sensible aber den dahinter gelegenen Intercalarknorpel, während bei *Scyllium* diese Nerven hinter den betreffenden Knorpelspangen liegen.« Auch Duméril (l. p. 227 c. p. 75 Taf. 1 Fig. 1 und 2) macht darauf aufmerksam, dass nur am Rumpfe die Zahl der Wirbel- und Nervenpaare gleich sei; am Schwanze dagegen »existe une alternance par suite de laquelle le nombre des nerfs se trouve diminué de moitié«. Er bildet dazu die betreffenden Verhältnisse von *Alopias* durchaus richtig ab. Ferner giebt Balfour in seiner Vergleichenden Embryologie[1] noch an, er habe die Halbwirbel bei Embryonen von *Scyllium* und *Raja* gefunden. Die Gliederung der Wirbelsäule müsse wohl erst nach derjenigen der Nerven und Myotome zu Stande gekommen sein, um den vorliegenden Befund zu erklären.

In der jüngsten Zeit endlich haben auch v. Ihering und Hasse sich mit dieser Frage beschäftigt, Jener in 2 Publikationen[2], Dieser

---

genre des Raies (*Raia* Cuv.), et qui présente les caractères anatomiques des organes électriques. in: Ann. Sc. N. (3) Tome 7. 1847. p. 193—302. T. 3 u. 4. Die betreffende Abbildung (Taf. 3 Fig. 2; Horizontalschnitt durch die Wirbelsäule nebst den Collectoren und dem pseudoelektrischen Organe) bezieht sich auf *Raja* [*Dasybatis*] *clavata*.

[1] l. p. 229 c. p. 455: »there are double as many vertebral bodies as there are myotomes and spinal nerves. This is not due to a secondary segmentation of the vertebrae but, as I have satisfied myself by a study of the development, takes place when the vertebral bodies first become differentiated. The possibility of such a relation of parts is probably to be explained by the fact that the segmentation of the vertebral column arose subsequently to that of the nerves and myotomes.«

[2] H. v. Ihering, Über Wirbelverdoppelung bei Fischen. in: Z. Anzeiger 1. Jahrg. 1878. p. 72—74. Ausführlicher in der mir nicht zugänglich gewesenen Schrift: Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig 1878.

in seinem großen Werke über die Selachierwirbel[1]. v. Ihering sagt: »Bei der Mehrzahl der Haie besteht im Rumpf jedes Segment aus einem Muskelsegment oder Myomer, einem Nervensegment oder Neuromer (dem Spinalnervenpaare) und einem Wirbel, wogegen im Schwanztheile auf jedes Muskelsegment ein Neuromer, aber zwei Wirbel kommen.« Dieser Satz ist richtig, aber ohne die Eingangs gemachte Beschränkung Denn die fernere Angabe: »so finde ich z. B. bei *Scymnus* alle Schwanzwirbel bis auf die hintersten mit Spinalnerven versehen« ist einfach unrichtig (vgl. meine Abbildung Taf. 18 Fig. 9); vielmehr verhält sich *Scymnus* genau so wie *Acanthias* und *Scyllium*, deren v. Ihering erwähnt. Darum ist auch die Folgerung, die Verdoppelung der Wirbel rücke innerhalb des Selachierstammes immer weiter nach hinten und falle schließlich weg, unhaltbar. — Hasse ist mit v. Ihering der Meinung (p. 21), die Wirbel ohne Nerven seien bloß eingeschobene Stücke und denen, welche die Nerven durchlassen, darum nicht homolog: es seien eben nur Theile eines Segmentes. Die Verdoppelung sei bei *Petromyzon* und den Holocephalen die Regel; mithin sei dieser Zustand der primäre und »es würde sich dann der Entwicklungsgang dieser festen Skeletttheile dahin ausdrücken lassen, dass man sagt, dass ursprünglich auf ein Segment der Wirbelsäule mehrere feste Skelettelemente (Wirbelbogen, Intercalaria, Wirbelkörper) fielen, und man wird diesen Zustand passend mit Poly- und Diplospondylie bezeichnen können. Allmählich macht dann dieser dem Verhalten Platz, wobei auf ein Segment der Wirbelsäule ein Bogen und ein Wirbelkörper kommt (Monospondylie)«. Polyspondyli sind nach Hasse die Holocephalen, Diplospondyli die Palaeonotidaniden, die »entweder überall oder an ausgedehnten Abschnitten des Rumpfes auf je ein Wirbelsäulensegment zwei Bogen und zwei Wirbelkörper« (p. 37) besaßen, während bei den übrigen Selachiern die Diplospondylie nur noch am Schwanze vorkommt.

So weit das litterarische Material, aus welchem die Definition des Halbwirbels schon klar hervorgeht. Auf je zwei »Wirbel« kommt also ein Myotom und ein Neurotom. Gehen wir bei der Betrachtung der Wirbelsäule z. B. von *Scyllium stellare* von vorn nach hinten, so sehen wir zunächst noch innerhalb des Bezirkes der Leibeshöhle, dass die Wirbel allmählich länger werden. Jeder endet aber noch oben ganz

[1] C. Hasse, Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. Jena 1879—1882.

normal mit dem Bogen *b*; auch liegt zwischen je 2 Wirbeln ein Intercalarstück *i*, hinter und vor dem die beiden Wurzeln *o* und *u* eines Spinalnerven austreten (Taf. 18 Fig. 12). Dann kommt mit einem Male ein ganz kurzer Wirbel (der 45.) zum Vorschein, dem eine Anzahl eben so oder nahezu gleich kurzer folgt; dies sind lauter Halbwirbel. Aber auch sie werden immer länger und sind schon in der Höhe der 4. Dorsalis ungefähr eben so lang wie die ganzen Wirbel weiter vorn. Und genau wie jeder echte Wirbel haben auch die Halbwirbel (z. B. der 54.) ihre Bögen und Intercalarstücke. Nur die an der Übergangsstelle befindlichen Wirbel (der 43.—50.) zeigen allerlei Unregelmäßigkeiten in Lage und Anzahl jener Stücke. Bei *S. canicula* reicht diese Region noch sehr viel weiter, indem sie nämlich sich vom 34. bis 45. Wirbel ausdehnt. Bei *Pristiurus* hingegen finde ich sie auf die Wirbel 40 bis 43 beschränkt. *Mustelus laevis* (Taf. 18 Fig. 11) zeigt wiederum eine größere Zahl unregelmäßiger Wirbel (28. bis 39.). Man sieht in all diesen Fällen deutlich, wie die breiter werdenden Körper der »ganzen« Wirbel sich nicht mehr an einem Bogen genügen lassen, sondern 2 oder sogar 3 tragen, und wie alsdann die vordersten unter den »halben« Wirbeln zu je 2 zusammen einem derart verbreiterten »ganzen« Wirbel gleich kommen. Dies Verhältnis ist gleich prägnant bei *Heptanchus* (Taf. 18 Fig. 10) ausgeprägt, wo in dem gezeichneten Exemplar die kritische Stelle von 59 bis 67 reicht, nur dass hier bei der geringen Verknorpelung und Verknöcherung der Wirbelsäule sich die oberen Stücke unregelmäßiger gestalten und darum auch wohl die individuellen Varianten größer sind. Nur ganz gering sind hingegen diese Erscheinungen bei *Acanthias* (Taf. 18 Fig. 7) und noch mehr bei *Scymnus* (Taf. 18 Fig. 9); im letzten Falle folgt unmittelbar auf den 42. recht in die Länge gezogenen »ganzen« Wirbel der erste Halbwirbel. Auch *Centrina* verhält sich ähnlich.

Wichtig ist hier das Verhalten der Nervenwurzeln. Bei den Formen nämlich, wo die untere den Bogen, die obere das Intercalarstück durchbohrt (z. B. *Heptanchus*, *Scymnus*, *Acanthias*), haben wir bei den Halbwirbeln die Erscheinung, dass allemal von je 2 Wirbeln der 1. Bogen und das 1. Intercalarstück zum Austritte der Nerven dienen, während der 2. Bogen eine Öffnung für ein Gefäß enthält und das 2. Intercalarstück undurchbohrt ist. Mutatis mutandis gilt dies auch für *Mustelus*, *Scyllium* und *Pristiurus*. Dagegen zeigt *Dasybatis*, wie schon Robin wusste, das auffällige Verhalten, dass die beiden für denselben Nerven bestimmten Löcher nicht schräg über, sondern einfach hinter einander liegen, so dass in der That jeder Halbwirbel eine Wurzel

austreten lässt (Taf. 18 Fig. 3). Dies gilt auch für *Torpedo* hinter der hinteren Dorsalis.

Was ferner das Verhältnis des Flossenskelettes zu der Wirbelsäule betrifft, so habe ich schon oben p. 233 gezeigt, dass jedes Myotom bei der Rumpfdorsalis potentia 2 Muskelknospen abwirft: da nun am Rumpfe Myotom und Sklerotom sich decken, so kommen auf jeden Wirbel 2 Flossenknorpel. Am Schwanze in der Region der Halbwirbel giebt jedes Myotom 4 Knospen her, also entsprechen auch hier wieder jedem Halbwirbel 2 Knorpel. Dies wäre nun bereits eine Instanz dafür, dass nicht 2 Halbwirbel einem »ganzen« Wirbel äquivalent sind, sondern nur einer. Indess ich kann noch einen besseren Grund dafür beibringen. Wir sahen oben p. 224, dass an die Parapodoide Muskeln herantreten, und zwar in streng segmentaler Weise, dürfen also auf jedes Myotom nur 2 obere und 2 untere Parapodoide, die alle 4 auf einem Querschnitte liegen, rechnen. Wären nun in dieser Region Wirbel vorhanden, so würde unsere Frage auch an dem Verhalten dieser Organe direct geprüft werden können. Dies ist aber nicht der Fall, vielmehr verläuft die Chorda ohne die geringsten Anzeichen von segmentaler Einschnürung[1]. Ich habe aber schon früher angegeben, dass die Entfernung je 2 auf einander folgender Hautknöpfe von einander der Länge der unmittelbar vorhergehenden Wirbel gleich kommt und drücke dies hier nun noch deutlicher aus, wenn ich hinzufüge, dass diese »Wirbel« in der That Halbwirbel sind. Somit entspricht an der Schwanzspitze wenigstens jedem Myotom ein Sklerotom. Lässt man diese an sich unzweifelhafte Thatsache als ausschlaggebend gelten, so entwickelt sich daraus folgender Satz. Myotom und Sklerotom sind an der Schwanzspitze gleich; weiter nach vorn, aber noch am Schwanze, ist jedes Myotom doppelt, d. h. es entspricht 2 Sklerotomen und giebt auch an die Flossen 4 statt nur 2 Muskelknospen ab; an der Übergangsstelle von Schwanz zu Rumpf treten je 2 Wirbel unter Ausfall eines Bogens oder eines Intercalarstückes zu einem »ganzen« Wirbel zusammen; noch weiter nach vorn werden diese ganzen Wirbel gleich den Myotomen in der Art immer schmäler, dass von je 2 ursprünglich vorhanden gewesenen Myotomen immer das eine als völlig ausgefallen zu betrachten ist, mithin für die Rumpfflosse auf jedes Myomer nur noch

[1] Dies gilt wenigstens für jüngere Embryonen, bei denen die Hautknöpfe noch in geraden, nach der Schwanzspitze convergirenden Linien aufgereiht sind. Später ändert sich dies, wie gleichfalls früher erwähnt, und macht Messungen und Zählungen, wie sie für unseren Zweck nöthig sind, einfach unmöglich.

2 Muskelknospen kommen: am Schädel endlich ist die Verschmelzung der Metamere noch weiter gediehen.

Wie aber stellen sich hierzu die Nerven? Leider sind an der Schwanzspitze die Beziehungen der Neurotome zu den Sklerotomen nicht zu ermitteln, denn Ganglien oder überhaupt nur Spinalnerven giebt es hier nicht. Weiter nach vorn treten sie allerdings auf, und was sich hier zeigt, lässt sich zum Theil für, zum Theil auch gegen den so eben ausgesprochenen Satz über die von hinten nach vorn zunehmende Concentration des Körpers verwerthen. Ich benutze diese Gelegenheit, um das Verhalten der Nerven im Bereiche der Schwanzflosse überhaupt zu erörtern.

Stannius giebt (l. p. 263 c. p. 118ff.) eine sehr ausführliche Auseinandersetzung über die Spinalnerven. Typisch ist nach ihm für die Haie am Rumpfe folgende Anordnung (vgl. die von mir auf Taf. 18. Fig. 14 copirte Abbildung). Aus der unteren Wurzel entstehen vor ihrer Vereinigung mit der oberen zwei Nerven: der eine »steigt aufwärts zum Ganglion spinale, liegt demselben eng an und verschmilzt mit einem aus diesem Ganglion kommenden Aste der unteren Wurzel, während derselbe austritt, zu einem gemischten Ramus dorsalis«; der andere »tritt alsbald, ohne vorgängige Verbindung mit einem Elemente der unteren Wurzel, in den Seitenmuskel«. (Letzteren habe ich hier nicht zu berücksichtigen: betreffs des ersteren will ich nur darauf aufmerksam machen, dass der gemischte dorsale Ast, wenn man nach der Stärke der beiden zusammentretenden Zweige urtheilen darf, da, wo es nicht eine Flosse zu versorgen gilt, mehr sensible als motorische Elemente enthält). Die ventralen Äste beider Wurzeln vereinigen sich noch im Bereiche des Achsenskelettes zu einem gemischten Truncus inferior. Das Ganglion spinale ist »ein einfaches, für die sensiblen Elemente des Ramus dorsalis und Ramus ventralis gemeinsames«.

So weit Stannius. Alle diese Verhältnisse zeigen sich ungleich deutlicher, wenn man den Schwanztheil des Körpers mit seinen längeren Myo- und darum auch Neurotomen betrachtet (Taf. 19 Fig. 1, Taf. 18 Fig. 2 und 8). Hier hat jede Wurzel, abgesehen von den für die Seitenmusculatur bestimmten Ästen, einen dorsalen und einen ventralen Ast. Beide dorsale resp. ventrale Äste laufen mehr oder weniger lange neben einander her, vereinigen sich alsdann an einer oft recht unbedeutenden Strecke und treten sofort wieder aus einander, um sich in die Schwanzflosse zu begeben. Hierbei kommt es sowohl dorsal wie ventral zur Bildung von Collectoren, die namentlich bei Rochen stark entwickelt sind. Doch verlaufen auch die Nerven von

mehreren Wirbeln auf weite Entfernungen hin dicht neben einander und verbinden sich entweder gar nicht oder doch nur mittels unbedeutender Anastomosen. Endlich aber wenden sich natürlich die für die Flossen bestimmten Zweige diesen zu, und dabei ergiebt sich das Verhältnis, dass der sensible Theil jedes Zweiges, der ja hinter dem motorischen aus der Wirbelsäule hervortritt, auch an ein weiter hinten gelegenes Segment der Flosse geht. Der Kreuzungspunkt, an welchem allein ein Austausch von sensiblen und motorischen Fasern statthaben kann, liegt ventral oft von dem Ursprunge der beiden Wurzeln weit entfernt; bis zu diesem Punkte kann man auch beide Äste, da sie nur über einander verlaufen, leicht trennen. MOREAU [1] sagt also mit Recht: »ainsi, les deux racines sorties de la moelle, au lieu de se mêler d'une façon presque inextricable pour constituer le nerf mixte, se juxtaposent sans se confondre«.

Je näher man dem Ende des Schwanzes kommt, desto geringfügiger wird die obere Wurzel. Leicht begreiflich, weil wir es hier mehr und mehr mit einem Bewegungsorgane zu thun haben. Schließlich wird sie, nachdem sie schon an den vorhergehenden Segmenten erheblich an Volumen eingebüßt hat, so dünn, dass sie auch bei großen Thieren kaum noch mit bloßem Auge wahrnehmbar ist (Taf. 18 Fig. 13). Noch ein oder zwei Segmente weiter nach hinten tritt in der That keine sensible und nach wiederum einigen Segmenten auch keine motorische mehr aus. So entbehren z. B. bei *Scyllium canicula* wenigstens die 13 letzten Wirbel des erwachsenen Thieres aller Spinalnerven. Indessen bleibt auch bis ganz zuletzt der anatomische Charakter der Wurzeln deutlich gewahrt; somit hat die sensible stets ihr Ganglion. Nur ist dieses nicht mehr rundlich, sondern begleitet jeden Hauptzweig eine Strecke weit und ist darum mehr oder minder dreizipfelig [2].

Zieht man aus diesen Ermittelungen das Facit, so hat man zwar einige Punkte, welche für meine oben ausgesprochene Ansicht von der Valenz der Halbwirbel sprechen, aber es stehen ihr auch gewichtige Gründe entgegen. Wenn man von dem Ganglion absieht, so kann man

---

[1] ARMAND MOREAU, Recherches anatomiques et physiologiques sur les nerfs de sentiment et de mouvement chez les poissons. in: Ann. Sc. N. (4) Tome 13. 1860. p. 380—382.

[2] Nach STANNIUS p. 117 besitzen die Gadoiden getrennte Ganglien für den dorsalen und den ventralen Zweig der sensiblen Wurzel; beide Zweige treten aber auch, wie die Abbildung zeigt, aus der Wirbelsäule an verschiedenen Punkten hervor. Ich habe bei Selachiern nichts Ähnliches wahrgenommen.

allerdings die beiden Wurzeln ein und desselben Neurotomes für völlig gleichwerthige Nerven halten, namentlich in Fällen, wie der von *Dasybatis* (s. oben p. 266), wo die Austrittsstellen genau hinter einander liegen. Auch ist der Umstand, dass ein Austausch von Fasern nur in ganz beschränktem Maße stattfindet, und sowohl vor- als auch nachher die beiden Wurzeln ihre getrennten Bahnen durchlaufen, der Deutung von der ursprünglichen Unabhängigkeit derselben nur günstig. Hält man aber jede sogenannte Wurzel eines Spinalnerven für einen selbständigen Nerv, der zu einem eigenen Segmente gehört, so hat man zunächst für den Schwanztheil des Körpers zu erklären, wie die regelmäßige Alternirung von motorischen und sensiblen Nerven aus einem indifferenteren Zustand sich hat entwickeln können. Wäre dies gelungen, was es aber nicht ist, dann würde freilich das Verhalten in der Rumpfregion keine Schwierigkeiten mehr darbieten, da es nur auf eine stärker und stärker werdende Näherung von je zwei Nerven hinauslaufen würde, die mit einer Degradirung derselben zu einfachen »Wurzeln« endete. Dann entspräche also jedes Sklerotom im Bereiche der Leibeshöhle zwei Wirbeln, die entweder zu einem einzigen verschmolzen oder in ihrer heutigen Form, d. h. mit Nervenlöchern, Bögen etc., vielleicht erst dann phylogenetisch sich bildeten, als bereits die Nervenwurzeln und die Ganglien sich fixirt hatten. An sich würde die erstere Annahme auch nicht allzu unwahrscheinlich sein, wenn man an den gänzlichen Ausfall von so vielen Wirbeln denkt, wie er innerhalb der Gruppe der Selachier so manche Form betroffen hat. Ich bin aber weit entfernt davon zu glauben, diese meine Deutung der Halbwirbel und Nervenwurzeln b e w i e s e n zu haben, und gebe sie daher ausdrücklich als eine bloße noch des Beweises bedürftige Vermuthung. Um so mehr fühle ich mich hierzu bewogen, weil ich mit ihr in einen scharfen Gegensatz zu Hasse gerathe und das Argument, welches ihm die Holocephalen zu liefern scheinen, zur Zeit nicht entkräften kann. Jedoch ist auch Hasse's Stufenleiter: Polyspondylie — Dispondylie — Monospondylie keineswegs völlig sicher, denn genau so gut wie das Wirbelskelett der Holocephalen ein niedrig stehendes sein kann, mag es auch ein niedrig gewordenes sein, was ja Götte annimmt, und auf *Petromyzon* wird sich Hasse wohl selbst nicht mehr berufen wollen.

Den Anstoß zu diesen gewaltigen Verkürzungen, Verschmelzungen etc. hat vielleicht das Verhalten der Musculatur gegeben. Als mit dem Schwunde des Darmes aus dem Schwanztheile dieser in starken Gegensatz zu dem Rumpfe zu treten begann und sich immer mehr zum

alleinigen Propulsionsorgan ausbildete, konnten an ihm füglich starke Reductionen der Musculatur nicht wohl vor sich gehen, wie sie an dem Theile, welcher die Leibeshöhle umschloss, geschahen, um für die sich hier allmählich concentrirenden Eingeweide Raum zu schaffen. Ich bringe daher die Verschmelzung der Wirbel am vorderen Körpertheile, die ja am Kopfe noch viel weiter gediehen ist, mit der Sonderung des bis dahin ziemlich gleichmäßig gebauten Stammes in Rumpf und Schwanz in Verbindung und glaube darum auch in dem 1. sogenannten Halbwirbel das Ende der Leibeshöhle markirt zu sehen. Die wenigen Fälle, in denen ich diese Concordanz genau geprüft habe, sind fast alle in zustimmendem Sinne ausgefallen. Natürlich ist das am besten an Embryonen auf gut geführten Sagittalschnitten zu sehen. So z. B. ist bei *Mustelus laevis* der 1. Doppelwirbel der 34., während die Leibeshöhle etwa auf der Höhe des 35. Myotomes zu Ende geht. Dies stimmt so nahe, wie man es bei dieser Untersuchungsart nur erwarten kann. Das Gleiche gilt von *Torpedo*. Bei einem erwachsenen *Centrophorus* ist der 1. Halbwirbel zugleich derjenige, dessen Nerven hinter der Leibeshöhle weg verlaufen. Auch beim Embryo von *Acanthias* und von *Carcharias* ist dies der Fall. Dass bei *Heptanchus* der 1. Doppelwirbel an drei Exemplaren der 55., 57. und 58. war, möchte ich darauf zurückführen, dass gerade hier wegen der wenig scharf abgegrenzten Wirbel die Bestimmung leicht unsicher wird. Ich will aber nicht unerwähnt lassen, dass bei *Spinax* die mit dunklem Pigmente versehene Auskleidung der Leibeshöhle bereits in der Höhe des 36. Wirbels ein Ende nimmt, während die Halbwirbel erst mit dem 43. beginnen. Vielleicht liegt aber hier eine nachträgliche Verkürzung des Coeloms vor und hat der Embryo noch die ursprünglichen Verhältnisse aufzuweisen.

Bau und Function der unpaaren Flossen bei den einzelnen Gruppen der Haie.

Viele Einzelheiten, welche in den früheren Abschnitten gar nicht oder nur cursorisch erwähnt werden konnten, sollen jetzt besprochen werden. Ich gebe zunächst eine Tabelle, aus der die Lagerungsbeziehungen der Flossen zum Achsenskelette deutlich hervorgehen. In einigen Fällen habe ich aus Mangel an geeignetem Materiale nicht alle Punkte erledigen können, muss also das betreffende Fach unausgefüllt lassen. Auf die Stellung des vordersten Knorpels jeder Flosse lege ich

um desswillen Gewicht, weil sich ihre Werthigkeit leichter daraus erkennen lässt, als wenn man die Innervirung zu Grunde legt. Abgesehen davon, dass das Präpariren der Nerven besseres Material und mehr Kunstfertigkeit voraussetzt als das Skeletiren, muss ich bemerken, dass es ungemein schwierig ist mit Sicherheit zu sagen, welches der 1. in eine Flosse eintretende Nerv ist; dies liegt einfach daran, dass, wie schon oben p. 235 gezeigt, die Collectoren von den eigentlich wohl weit vorher verlaufenden Nerven Zweige in die Flosse hineinführen. Natürlich ist in einzelnen Fällen auch die Angabe des senkrecht unter dem 1. Flossenknorpel gelegenen Wirbels nicht leicht, namentlich wenn das Flossenskelett nicht mehr die ursprüngliche Form besitzt; indessen da es sich stets nur um annähernd genaue Zahlen handelt, auch individuelle Varianten genug vorkommen, so ist der Fehler nicht beträchtlich. Am sichersten würde man freilich verfahren, wenn man die Myotome bestimmte, von welchen sich Knospen in die Flossen begeben; aber einmal lassen sich die geeigneten Embryonen meist nicht beschaffen und dann ist auch diese Methode z. B. bei *Centrina* nicht anwendbar. Die Anzahl der Wirbel ließ sich oft nicht genau ermitteln, weil der Endabschnitt der Wirbelsäule nicht gegliedert ist. Besonders auffällig ist dies bei *Heptanchus*, wo nach der Anzahl der Strahlen in der Caudalis ventralis zu urtheilen 15 bis 20 Wirbel ein langgestrecktes einheitliches Stück bilden. Die Stellung des Flossenskelettes habe ich auf den 1. Halbwirbel bezogen und die nach vorn von ihm gelegenen Wirbel mit —, die nach hinten mit + gezählt. Mehrfache Zahlen zeigen die individuellen Schwankungen an.

Familie (Flossen)	Name	Wirbel			Anzahl der Wirbel, um welche der vorderste Knorpel resp. der Stachel vom 1. Halbwirbel absteht (+ nach hinten, — nach vorn) bei der								Bezeichnung der Nerven, welche direct oder mittels eines Collectors eintreten in die					
		„ganze“	„halbe“	Summa	Dors. I	Dors. II	Dors. III	Dors. IV	Dors. V	Analis	Caud. ventr.	Caud. dors.	Dors. I	Dors. II	Dors. III	Dors. IV	Dors. V	Analis
Scylliidae (D^2, D^4, A)	*Scyllium stellare* L.	44	90	134+x	fehlt	— 1; 0	fehlt	+ 25; + 26	fehlt	+ 13; + 15	+ 38	+ 46	fehlt	42-49; 41-47	fehlt	56-59; 55-59	fehlt	49-58; 50-58
	Scyllium canicula L.	36	82	118+x	fehlt	+ 5; + 4	fehlt	+ 26; + 28	fehlt	+ 16	+ 41; + 43	+ 46	fehlt	37-40	fehlt	48-53; 49-52	fehlt	44-50; 43-48
	Pristiurus melanostomus Raf.	39	103	142+x	fehlt	— 1; 0	fehlt	+ 28	fehlt		+ 37; + 40	+ 45	fehlt	36-42	fehlt	53-56; 52-55	fehlt	
Notidanidae (D^2, A)	*Heptanchus cinereus* M. H.	55-58	78	133-136+x	fehlt	— 4	fehlen				+ 30?		fehlt	52-60	fehlen			57-64
Mustelidae (D^1, D^3, A)	*Mustelus laevis* Risso	33; 34	100	133; 134	— 15	fehlt	+ 17	fehlen			+ 47	+ 52	18-28; 16-33	fehlt	41-47; 41-52	fehlen		44-49
	Mustelus vulgaris M.H.	38	111	149	— 19	fehlt	+ 23	fehlen		+ 29	+ 53	+ 61	? -32	fehlt	49-?	fehlen		
	Galeus canis Rond. (Embryo)	39	91	130	— 17	fehlt	+ 18	fehlen				+ 46		fehlt		fehlen		
Carchariidae (D^1, D^4, A)	*Carcharias glaucus* Rond. (Embryo)	88	148?	236?	— 33	fehlen		+ 29	fehlt			+ 59	51-66?	fehlt	100-106?	fehlen		
(D^1, D^3, A)	*Zygaena malleus* Risso	67	137	204	— 38	fehlt	+ 15	fehlen		+ 9	+ 21	+ 36	23-53	fehlt	69-77	fehlen		53-64
Laemargidae (D^1, D^2)	*Scymnus lichia* Cuv.	42	44	86	— 20	— 3	fehlen				+ 11	+ 25	22-25	38-42	fehlen			
Spinacidae (D^1, D^2 oder D^1, D^3)	*Spinax niger* Bon.	41; 42	39	80; 81	— 28; — 27	— 3; — 4	fehlen				+ 13	+ 14?			fehlen			
	Centrina Salviani Risso	46	47	93	— 27	— 2	fehlen				+ 18	+ 22	8-23		fehlen			
	Acanthias Blainvillei Risso	38?; 40	68	106 + x; 108	— 21; — 23	fehlt	+17?; + 18	fehlen			+38?; + 39	+45?; + 41	8-28	fehlt	44-50	fehlen		
	Acanthias vulgaris Risso (Embryo)	48	67?	115?	— 25	fehlt	+ 13	fehlen			+ 28	+ 38		fehlt		fehlen		
	Centrophorus granulosus Bl. Schn.	56	62	118	— 33	fehlt	+ 8	fehlen				+ 31	16-32	fehlt	55-61	fehlen		
Rhinidae (D^3, D^4)	*Squatina α* (Embryonen und Erwachsene)	43-44	73-80	116-124	fehlen		+12bis + 15	+ 29; + 31	fehlen			+ 50						
	Squatina β (Embryonen)	50; 51; 53	100-97?	150?	fehlen		+ 19; + 23	fehlt	+ 38; + 42*	fehlt								
Rhinobatidae	*Rhinobatus Columnae* M. H.	54	145	199	fehlen			+ 30	+ 70*	fehlt	+ 102	+ 104						
Rajidae	*Dasybatis clavata* Blainv.	55	94	149	fehlen				**	fehlt								
Torpedinidae	*Torpedo ocellata* Rud.	41	73	114 + x	fehlen		+ 10; + 12	+ 25; + 29	fehlen		+ 47	+ 45; + 50						
	Torpedo marmorata Risso	40	63	103	fehlen		+ 11	+ 23	fehlen		+ 37	+ 43						

* ist eigentlich eine 6. Dorsalis; vgl. oben p. 260.

** die Zahlen für die beiden Flossen sind + 53 und + 65?; vgl. oben p. 260.

1. Die Notidaniden.

Nur eine einzige, und zwar die 2. Dorsalis. Analis vorhanden.

Heptanchus (*Notidanus*) *cinereus* M. H. Untersuchung an 2 Exemplaren, beide über 1 m lang. Die Dorsalis entspricht wahrscheinlich 10 Wirbeln. Ihr Skelett und das der Analis zeichnet sich dadurch aus, dass die Basalia zu zwei Platten verwachsen sind; nur wenige bleiben frei.

Mivart p. 443 giebt für die Dorsalis 19 Knorpel an: seine Abbildung stimmt ziemlich zu den meinigen (Taf. 17 Fig. 12—14). Die Analis hat nach ihm 18 Knorpel, in meinem Exemplare erheblich weniger. Haswell verzeichnet p. 92 für die Dorsalis »about 17« Knorpel.

2. Die Scylliiden.

Hier tritt zu der bei den Notidaniden vorkommenden 2. Dorsalis noch eine 4. ungefähr gleich große weiter nach hinten, die entweder auf der Grenze von Rumpf und Schwanz oder ganz am Beginn des letzteren steht. Analis meist sehr lang. Vor der 2. Dorsalis bei jungen Exemplaren eine Anzahl Parapodialzähne (s. oben p. 228).

Pristiurus melanostomus Raf. Die 2. Dorsalis hat 14, die 4. 15 Knorpelstrahlen, was der Zahl von 7 resp. $3^3/_4$ Neurotomen entspricht, während die 4. Dorsalis 4 Neurotome verlangt. Es wäre also der letzte Knorpel als ausgefallen zu betrachten. Die Analis hatte an zwei Exemplaren 42 Knorpelstrahlen $= 10^1/_2$ Neurotomen. Jeder Strahl besteht im Maximum aus 3 Gliedern. Länge der Wirbelsäule von Wirbel 1 bis 39 bei 3 Exemplaren 107, 113, 103, von da bis zum Ende 172, 190, 171 mm, mithin Rumpf : Schwanz in Länge ungefähr $= 3 : 5$.

Scyllium stellare L. Die beiden Dorsales haben je 14 Knorpel (Taf. 19 Fig. 1), die Analis hat 28 bis 30. Gliederung derselben wie bei der folgenden Species. Günther giebt p. 403 die Anzahl der Wirbel auf 134 an, davon 61 vor der Analis, was zu meinen Zahlen ziemlich stimmt. Schultze (Duméril p. 13) hat die Zahlen $37 + 85 = 122$: natürlich kann dies nur *Scyllium canicula* sein. Cuvier's Angabe $57 + 72 = 129$ ist unrichtig, während Duméril selbst (p. 14) mit $44 + 81 = 125$ einigermaßen im Recht ist.

Scyllium canicula L. Die 2. Dorsalis hat 12—13, die 4. 11—13, die Analis 26—27 Knorpelstrahlen. Da alle in den Schwanztheil fallen, so entspräche dies $3^1/_4$ resp. $6^3/_4$ Neurotomen. An zwei Exemplaren fand ich die Innervirung wie folgt: für die 2. Dorsalis 37.—40.,

für die Analis 44.—50. oder 43.—48., für die 3. Dorsalis 48.—52. oder 49.—52., was also zum Theil auf mehr Nerven, als Knorpel vorhanden sind, hindeutet. MIVART giebt p. 445 für die 2. Dorsalis (von ihm natürlich als 1. bezeichnet) 12 Knorpel an, deren Form aber durchaus nicht zu meinen Beobachtungen stimmt. Ich glaube auch kaum, dass die Variationen so bedeutend sind. Vgl. mit Bezug hierauf Taf. 17. Fig. 16—18 von der 4. Dorsalis.

3. Die Scylliolamniden.

2. und 4. Dorsalis? Analis nicht zwischen ihnen, sondern hinter der 4., dicht vor der Caudalis.

Cheiloscyllium ocellatum L. MIVART giebt p. 447 für die 2. Dorsalis 13 Mittelglieder an. Nach der Abbildung in MÜLLER und HENLE ist der Schwanz im Verhältnis zum Rumpfe viel länger als er sonst in dieser Gruppe vorkommt.

Ginglymostoma cirratum L. Nach MIVART p. 446 hat die 2. Dorsalis 14 Strahlen. Sie ist hoch; manche Knorpel sind fünfgliedrig.

Crossorhinus barbatus L. Nach HASWELL p. 97 hat die 2. Dorsalis 14, die 4. gleich der Analis 15 Strahlen.

4. Die Carchariiden.

Es ist eine 1. und 3. oder 4. Dorsalis, so wie eine Analis vorhanden, jedoch sind die beiden letztgenannten sehr klein. Alle drei Flossen sind lediglich Bewegungsorgane: ihr Skelett besteht wie das der früher besprochenen Formen nur aus Knorpeln ohne Stacheln.

Carcharias glaucus Rond. Ich habe nur zwei Embryonen von etwa 40 cm Länge untersuchen können, bei denen alle fünf Kiemenbögen vorn mit Anfängen von Kiemen besetzt, hinten ganz glatt waren. Der Rumpf war länger als der Schwanz; dies Verhältnis scheint nach der Abbildung in MÜLLER und HENLE auch bei den Erwachsenen dasselbe zu sein. Über die Anzahl der Wirbel vgl. oben p. 257.

Carcharias (*Eulamia*) *Milberti* Gill. THACHER giebt p. 290 für die drei Flossen 29, 14 und 18 Strahlen an.

Galeocerdo tigrinus M. H. Nach THACHER (p. 290) sind die Zahlen für die Flossenknorpel 25, 13, 12.

Zygaena malleus Risso. MIVART verzeichnet p. 439 für die 1., ungemein hohe Dorsalis 29 Strahlen, THACHER hat p. 290 dagegen 34 (33), für die 3. Dorsalis 14 und für die Analis 27. Vgl. hierzu meine Ab-

bildung auf Taf. 18 Fig. 8, welche 13 resp. 24 ergiebt. In der Caudalis ventralis sind die Knorpel sehr lang und geschwungen: auf jeden Wirbel kommt einer. Die Caudalis dorsalis ist viel kürzer; vorn hat sie auf jeden Wirbel 2, in der Mitte 1, hinten oft auf je 2 Wirbel nur 1 Knorpel.

Zygaena tibur L. Hat nach Cuvier 40 + 107 Wirbel.

5. Die Musteliden.

Sie verhalten sich in ihren Flossen ähnlich den Carchariiden, denen sie überhaupt nahe zu stehen scheinen. Die Dorsales sind die 1. und 3.

Galeus canis Rond. Ich untersuchte einen Embryo von etwa 30 cm Länge. Auch hier war der Rumpf etwas länger als der Schwanz. Die 1. Dorsalis schien nur 8, die 3. nur 6 Wirbeln zu entsprechen. Nach Günther p. 379 hat das erwachsene Thier 140 Wirbel.

Mustelus. Ich habe die beiden Arten *laevis* Risso und *vulgaris* M. H. sowohl an erwachsenen Thieren als auch an Jungen und an Embryonen studiren können. Anfänglich habe ich Johannes Müller's Angaben über letztere behutsam aufgenommen, weil die Unterscheidung der Arten an Erwachsenen nicht leicht ist und mir speciell noch durch den Umstand erschwert wurde, dass die Thiere von den Fischern meist einzeln gebracht wurden, somit ein Vergleich sich nur schwierig ausführen ließ. Ich habe daher zunächst ganze Gelege von Embryonen auf die Richtigkeit von J. Müller's Merkmalen geprüft und dann auch die zugehörigen Mütter mit Hilfe des Bonaparte zu bestimmen versucht. In der That ist die Färbung der Schwanzflosse bei älteren Embryonen ganz constant und giebt ein gutes Kennzeichen ab. Hierbei fiel mir mehrere Male auf, dass von den etwa zehn Individuen ein und desselben Geleges beider Arten eins ein Zwerg war. T. J. Parker hat dieselbe Beobachtung gemacht[1].

a) *Mustelus vulgaris* ist der phylogenetisch ältere, weil es bei ihm noch nicht zur Bildung einer Dottersackplacenta gekommen ist. Die 1. Dorsalis enthält 24, die 3. ebenfalls 24 und die Analis 15 Knorpel, jedoch habe ich auch die Zahlen 22, 17, 15 (Taf. 17 Fig. 11) gefunden, so dass große Variabilität zu herrschen scheint. Die Abbildung nach Molin in Hubrecht Taf. 10 Fig. 5 hat für die 3. Dorsalis 21, für die Analis 22 Knorpel.

---

[1] T. Jeffery Parker, On the gravid uterus of *Mustelus antarcticus*. in: Trans. N. Zealand Inst. Vol. 15. 1883. p. 219—222 T. 30.

b. Mustelus laevis. Die 1. Dorsalis enthält 22, die 3. ebenfalls, die Analis nur 20 Strahlen, was auf 11, resp. $5\frac{1}{2}$, resp. 5 Neurotome schließen lässt. Präparation eines ziemlich großen Exemplares ergab für die 1. Dorsalis die Nerven 18—28, was stimmt, für die 3. Dorsalis 41—47 und für die Analis 44—49, also mehr Nerven als für die Knorpel verlangt werden. Nach Sagittalschnitten durch einen Embryo hat die 1. Dorsalis 22 Muskelknospen, die 3. zu derselben Zeit erst 16. Andere erwachsene Exemplare ergaben die Zahlen 24, 24, 17 resp. 32, 22, 19 resp. 24. 22, 21.

c. Mustelus antarcticus Gthr. Nach Mivart p. 441 besitzt die 1. Dorsalis 24 Mittelglieder.

d. Mustelus canis der Amerikaner, nach Günther wohl synonym *vulgaris* oder *laevis*, hat nach Thacher p. 290 die Zahlen 24 (22—25), resp. 24 (22—26) und 18 (17—19).

6. Die Lamniden.

Analis vorhanden. — Ich habe hier nur einige Angaben aus der Litteratur vorzulegen.

Lamna cornubica L. Wirbel nach Günther (p. 390) 155, davon 74 vor der hinteren Dorsalis; nach Cuvier (p. 232) 70 + 80 = 150. Hiernach würde diese Dorsalis eine 2. sein. Dagegen hat Duméril (p. 14) die Zahlen 57 + 71 = 128, was gar nicht dazu passt. Mivart (p. 440) giebt der 1. Dorsalis 24 Knorpel.

Carcharodon Rondeletii M. H. Für die 1. Dorsalis hat Haswell (p. 87) »about 28«, für die beiden anderen Flossen »few irregular« Knorpel.

Alopias vulpes L. Nach Cuvier (p. 232) Wirbel = 95 + 270 = 365, nach Günther (p. 518) nur 364.

Eugomphodus litoralis Gill. (= *Odontaspis americanus* Mitch.). Nach Thacher (p. 290) sind die Zahlen für die Flossenknorpel 17, 17, 21.

7. Die Cestraciontiden.

Analis hinter den Dorsales. Diese mit Stacheln.

Cestracion Philippii Bl. Schn. Nach Günther (p. 415) beläuft sich die Anzahl der Wirbel auf 110, davon 14 vor dem Stachel der 1. Dorsalis, 32 zwischen diesem und dem der hinteren Dorsalis, und 64 dahinter.

8. Die Pristiophoriden.

Analis fehlt.

Pristiophorus cirratus Latham. »The unpaired fins present broad plate-like basal cartilages closely united with the vertebrae.« Haswell p. 100.

Pristiophorus japonicus Gthr. Nach der Abbildung bei Mivart (Taf. 47 Fig. 6 u. 7) sind in beiden Dorsales je 15 Knorpel vorhanden, die mittels zweier breiter Platten der Wirbelsäule angeheftet sind.

9. Die Laemargiden.

Hier ist eine 1. und 2. Dorsalis vorhanden. Analis fehlt.

Scymnus lichia Cuv. Das Skelett der Flossen besteht bei den ausgewachsenen Thieren im Wesentlichen aus einer großen und einigen kleinen Basalplatten, die schräg nach hinten zwei Reihen von Knorpeln tragen. Mit der Wirbelsäule geht es aber keine feste Verbindung ein (Taf. 18 Fig. 9).

10. Die Squatiniden.

Analis fehlt; die Dorsales stehen sehr weit hinten.

Squatina. Nach Schultze (Duméril p. 13) besitzt sie 41 + 83 = 124 Wirbel, während sowohl van der Hoeven als auch Duméril selber nur 117 Wirbel angeben. Sämmtliche Autoren nennen die Art *Squatina laevis*. Auch ich finde bei der einen von den zwei mir bekannten Species etwa 120, bei der anderen dagegen 150 Wirbel. Günther hat also Unrecht, wenn er nur eine einzige Art angiebt (p. 430: *Rhina squatina*) und *Squatina angelus* Dum., *oculata* Bp., *aculeata* Cuv. und *fimbriata* M. H. als Synonyma hinzurechnet. Von der einen Art, die ich provisorisch *α* nenne, habe ich Thiere von etwa 40 cm und junge Embryonen von 10 cm Länge untersucht; erstere sind ziemlich gleichmäßig braun, letztere haben sehr viele kleine Flecken. Von *β* mit der größeren Wirbelzahl (vgl. die Tabelle p. 273) lagen mir Embryonen auf drei verschiedenen Altersstufen (Länge 13, 18, 21 cm) vor. Die beiden jüngsten weisen genau die schwarzen Binden von Bonaparte's *Squatina oculata* auf, und zwar das allerjüngste im Wesentlichen nur diese, das ältere auch noch die Flecken dazu, welche den Namen veranlassten; dagegen ist bei dem ältesten diese ganze Zeichnung sehr undeutlich geworden, so dass wir es hier jedenfalls nicht mit der *oculata* zu thun haben.

In beiden Arten fängt gleich mit dem Auftreten der Halbwirbel auch der Vorläufer der Dorsalis in Gestalt von langen Knorpelstücken (Taf. 18 Fig. 1) an; wir dürfen daher diese als eine rückgebildete 2. Dorsalis betrachten. Bei α haben wir ferner 3. und 4., bei β eine 4. und 5. Dorsalis. Mivart (p. 452 Taf. 77 Fig. 5) giebt Beschreibung und Abbildung der vorderen: sie ist aber in so fern verfehlt, als außer den Basalplatten nicht bloß eine, sondern mehrere Reihen Knorpelglieder vorhanden sind. Hubrecht reproducirt (Taf. 9 Fig. 4 eine Molin'sche Abbildung der Knorpel zwischen den beiden Dorsales, die aber sehr schematisch gehalten ist, (Taf. 10 Fig. 3) der Caudalis und (Taf. 11. Fig. 12) der vorderen Dorsalis, die ebenfalls nicht genau ist.

11. Die Spinaciden.

Sie zerfallen je nach dem Werthe ihrer hinteren Dorsalis in zwei Gruppen, d. h. in solche mit einer 2. und in solche mit einer 3. Dorsalis. Die Analis fehlt Allen, die 1. Dorsalis ist überall vorhanden und gleich der hinteren mit einem mächtigen Stachel versehen. Der Schwanz ist im Vergleich zum Rumpfe sehr kurz, namentlich bei *Centrina*, wo das Verhältnis etwa 1 : 2 ist.

Centrina Salviani Risso. Gleich zu Beginn der Wirbelsäule erhebt sich eine Hautfalte; sie steigt erst langsam, dann rascher zu einer beträchtlichen Höhe an und wird darauf vom Stachel durchbohrt, um hinter ihm rasch niedriger zu werden und mit einem freien Rande von unbedeutender Höhe zu enden (Taf. 19 Fig. 3). Die 2. Dorsalis ist ganz eben so gebaut, nur macht der Stachel in ihr einen anderen Winkel mit der Wirbelsäule, ist nach hinten gerichtet, während der der 1. Dorsalis nach vorn sich wendet. Das erst hinter dem Stachel beginnende Skelett besteht aus wenigen, offenbar durch Verschmelzung aus einer größeren Anzahl hervorgegangenen Knorpeln, die, nach der Anzahl sie bedeckender Muskelbündel zu schließen, bei der 1. Dorsalis wenigstens 9 Wirbeln entsprechen müssen (Taf. 17 Fig. 19). Das gesammte Flossenskelett, den Stachel mit eingeschlossen, ist ohne feste Verbindung mit der Wirbelsäule, was noch auf einen ursprünglichen Zustand schließen lässt. Die Haut zwischen beiden Flossen ist ungemein dick, und das Unterhautbindegewebe füllt in colossaler Ausdehnung die Falte vor dem Stachel völlig aus. Ich möchte daher glauben, diese sei nur dazu vorhanden, um dem Stachel die sonst nicht zu ermöglichende Constanz der Richtung zu gewähren. Activ beweglich ist er nicht, da er jeglicher Musculatur entbehrt, und die schwachen Muskeln hinter ihm können auch

nicht mehr thun als den freien Rand der Flosse bewegen. Ich sehe also in der ganzen Vorrichtung zunächst nur ein wirksames Steuer, will aber nicht leugnen, dass der Stachel auch als Waffe nicht verächtlich ist. — Aus der Embryogenese habe ich nur Weniges mitzutheilen. Nach der Zahl der Myo- und Neurotome zu urtheilen, beginnt die 1. Dorsalis mit dem 19. Segmente, auf welchem sich später der Stachel erhebt; mithin kann die Hautfalte vor ihm erst später entstehen und hat vielleicht mit der Flosse an sich nichts zu thun. Auch legt sich die Musculatur von vorn herein lediglich hinter dem Stachel an; Rückbildungen von Belang finden also nicht statt. Der Stachel ist übrigens nicht hohl, wie dies HUBRECHT[1] angiebt, sondern solid, besteht aus Knorpel und hat nur einen dünnen Schmelzüberzug. Letzterer entsteht an der Spitze zuerst, indem hier eine Hautfalte sich einstülpt (Taf. 17 Fig. 15 von *Centrophorus*?), und wird auch hier am dicksten. Vgl. hierzu Taf. 17 Fig. 19 u. 20 sowie das bei *Acanthias* Gesagte.

Spinax niger Bon. MIVART giebt Beschreibung und Abbildung (p. 451, Taf. 77 Fig. 4) des Skelettes der 1. Dorsalis, die nicht ganz mit dem, was ich selbst gesehen, übereinstimmt. Ich untersuchte zwei Exemplare, eins von 16,5 und ein anderes von 24 cm Länge. Die hintere Dorsalis ist größer als die vordere, auch ihr Stachel ist bedeutend länger und ihr Knorpelskelett besser entwickelt. Der Stachel, vor welchem kein Knorpel vorhanden ist, sitzt der Wirbelsäule auf, ist nicht hohl und steht hinten mit dem Basalknorpel in Zusammenhang. Sein Schmelz ist vorn stärker als hinten und hört in etwa $^2/_3$ der Länge fast ganz auf.

Acanthias Blainvillei Risso. Wie DUMÉRIL (l. p. 227 c. p. 146) angiebt, bedienen sich nach COUCH (Hist. Fish. British Isl. Vol. 1 p. 51) die *Acanthias* ihrer Rückenstacheln zur Vertheidigung, so dass die Fischer sich beim Fange sehr in Acht nehmen. In Neapel fürchtet man sie nicht sonderlich, während man dagegen vor dem Stachel von *Trygon* große Scheu hat, da er giftig zu sein scheint. Die vordere Dorsalis ist mit der Wirbelsäule weniger fest verbunden als die hintere (Taf. 18 Fig. 5 u. 7), hat auch vor dem Stachel keinen Knorpel, was dagegen bei letzterer der Fall ist. Die Abbildung, welche MIVART (Taf. 77 Fig. 1) giebt, stimmt

[1] l. p. 243 c. p. 76: »Außerdem ist die abgestumpfte Basis dieser Haistacheln durchbohrt und führt in einen den ganzen Stachel bis an seine Spitze durchsetzenden Canal, die Pulpahöhle.« Dieser Passus scheint DUMÉRIL entlehnt zu sein; dagegen ist dieser an dem Zusatz unschuldig, welchen wir bei HUBRECHT finden, dass nämlich auch die Analis einen Stachel besitze.

mit der meinigen ziemlich überein. Die Schmelzschicht lässt sich mit Leichtigkeit von dem Stachel entfernen, so dass seine knorpelige Basis zurückbleibt (Taf. 18 Fig. 6). Auch THACHER hat an den Flossen von *Acanthias americanus*, welche er abbildet, zum Theil die Schmelzschicht entfernt. — Der Collector für die 1. Dorsalis reichte in dem einen von mir darauf untersuchten Exemplare vom 8. bis zum 28. Nerven; auf dem Hauptknorpel waren große Plexus vorhanden. — Die Caudalis hat in ihrem dorsalen Theile ungemein hohe Knorpel, die an der Basis sehr dünn beginnen und sich dann rasch verdicken. Im ventralen Theile ist bei den acht vordersten Knorpeln das freie Ende in der Quere schaufelförmig verbreitert.

Centrophorus granulosus Bl. Schn. Der Stachel verhält sich ähnlich dem von *Acanthias*. Bei älteren Embryonen stülpt er die Haut vor sich her und erzeugt so eine Art Schutzkappe, die wohl den Uterus der Mutter vor Verletzungen bewahren kann (Taf. 17 Fig. 21). Bei einem jüngeren Embryo sieht man deutlich noch den Zusammenhang des Stachels mit dem folgenden Knorpel und das Einwachsen der Hautfalte, welche den Schmelz erzeugt (Taf. 17 Fig. 15).

Neapel, Ende Mai 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 15.

Fig. 1—5 und 10 von *Scyllium canicula*, Fig. 6—9 von *Scyllium stellare*.

Fig. 1. Embryo zur Veranschaulichung der Hautsäume vor den Flossen. Die Parapodoide sind nur angedeutet. Vergr. 3/1.

Fig. 2 und 3. Älterer Embryo zur Demonstration der paaren Hautzähne vor der vorderen Dorsalis so wie der Parapodoide. Die eigenthümliche, äußerst regelmäßige Fleckenzeichnung wird auf späteren Stadien immer undeutlicher. Die Hinterränder der Flossen sind zerschlitzt. Vergr. 2/1.

Fig. 4 und 5. Eben ausgeschlüpftes Thier. Natürliche Größe.

Fig. 6. Embryo ähnlich dem von Fig. 2. Natürliche Größe.

Fig. 7. Schwanzende eines reichlich 40 mm langen Embryo zur Veranschaulichung der Parapodoide. Rücken rechts. Vergr. etwa 12/1.

Fig. 7a. Anordnung der Parapodoide auf einem späteren Stadium.

Fig. 8 und 9. Schwanzende junger Thiere zur Demonstration der Verschiebungen beim Wachsthume. Natürliche Größe.

Fig. 10. Schwanzende eines halberwachsenen Thieres. Zeigt den Schwund der Hinterränder sämmtlicher Flossen. Vgl. Fig. 3 und 5. Natürliche Größe.

Fig. 11. Stück eines Schnittes durch einen Embryo von *Mustelus* (*vulgaris*?) zur Veranschaulichung der Muskelknospen in der vorderen Dorsalis. Der nicht genau sagittale Schnitt hat vorn das Rückenmark, hinten die Spinalganglien getroffen. *m* = Myotome. Vergr. 25/1.

Fig. 12. Dasselbe auf einem jüngeren Stadium, in welchem die hintere Dorsalis noch keine Muskelknospen besitzt.

Fig. 13 und 14. Vordere und hintere Dorsalis eines Embryo von *Pristiurus*. Ansicht von der Oberfläche, um die Ablösung der Muskelknospen von den Myotomen zu zeigen. Das Mesoderm in den Flossen ist durch einen dunklen Ton wiedergegeben. Vergr. 25/1.

Fig. 15. Stück eines Schnittes durch einen Embryo von *Torpedo ocellata*. Die Muskelknospen für die vordere Dorsalis lösen sich von den Myotomen ab. *L* = Leibeshöhle. Vergr. 25/1.

Fig. 16. Stück eines Schnittes durch einem Embryo von *Scyllium stellare*. Die primären Knospen in der hinteren Dorsalis vermehren sich durch Theilung. Vergr. 45/1.

Fig. 17. Ende des Rumpfes und Anfang des Schwanzes eines Embryo von *Pristiurus* zur Demonstrirung der Muskelknospen zwischen Brust- und Bauchflosse und hinter der letzteren. Bei der Einstellung des Tubus auf die paaren Flossen sieht man die Muskelknospen der vorderen Dorsalis in Verkürzung; auch sind desswegen die dorsalen Grenzen der Myotome andere als in Fig. 13, wo der Tubus auf die unpaare Flosse eingestellt ist. Vergr. 22/1.

Fig. 18. Dasselbe von *Mustelus*, aber ein jüngeres Stadium. Vergr. 22/1.

Tafel 16.

Fig. 1, 3, 4, 7, 8, 13, 14 von *Scyllium canicula*, die anderen von *Scyllium stellare*.

In allen Figuren sind die Muskeln roth (die embryonalen überdies noch gestrichelt), die Nerven gelb, die Hornfasern und Knöpfe schwarz gefärbt, sind die Knorpel durch Punktirung, die Gefäße durch Schraffirung und (mit Ausnahme von Fig. 9, 10, 16, 17) die dichteren Mesodermpartien durch einen dunklen Ton bezeichnet. *S* oder *s* = Seitenlinie.

Die Schnitte von *Scyllium stellare* auf Taf. 16 und 17 ergeben nach dem Alter der Embryonen folgende Reihe: **17** 3; 8, 10; **16** 6, 12, 15; 5, 17, **17** 1, 6, 7; **16** 9, **17** 2; **16** 10, 11; 2, 16, 18, **17** 4, 9.

Fig. 1. Schrägschnitt durch ein junges Thier, parallel zu den Knorpeln der Caudalis ventralis. Vergr. 9/1.

Fig. 2. Entsprechender aber genau quer gerichteter Schnitt durch einen Embryo von 64 mm Länge. Im Rückenmarke eine Riesenzelle. Die hauptsächlichsten Bindegewebssepta sind durch einen dunklen Ton hervorgehoben. Hornfäden in Caudalis dorsalis und ventralis schräg getroffen. Von letzterer ist nur ungefähr die Hälfte gezeichnet. Vergr. 45/1.

Fig. 3. Wie Fig. 1, nur weiter nach hinten und parallel zu den Knorpeln der Caudalis dorsalis.

Fig. 4. Querschnitt durch einen Embryo von 26 mm Länge. In der Caudalis ventralis und dem vor der dorsalis gelegenen Hautsaume zeichnet sich die Membrana basilaris der Epidermis durch ihre Dicke aus; die Hornfäden sind noch nicht angelegt. Vergr. 45/1.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Embryo von 32 mm Länge. Der dorsale Verschluss des Wirbelcanals so wie die Enden der Hämalfortsätze und der Knorpel *k* der Caudalis ventralis sind noch in der Bildung begriffen. Vergr. 80/1.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Embryo von 18 mm Länge. Das Epithel der Flossenanlagen ist noch einschichtig, der postanale Darm noch mit weitem Lumen versehen. Vergr. 80/1.

Fig. 7. Theil eines Querschnittes durch einen Embryo, der etwas jünger ist als der von Fig. 4. Zeigt bei *a* die Abortivknospen zwischen den beiden Dorsales. Vgl. Fig. 14. Vergr. 80/1.

Fig. 8. Schrägschnitt durch den Embryo von Fig. 4, parallel zu den Hornfäden der 2. Dorsalis, mithin fast senkrecht auf die der Analis. Vergr. 45/1.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Embryo, der etwas älter ist als der von Fig. 5. Die unterste Schicht der Epidermis ist durch einen dunklen Ton hervorgehoben. Man sieht die Beziehungen der Muskelknospen zu den Anlagen der Hautknöpfe. Vgl. Taf. 17 Fig. 2. Vergr. 60/1.

Fig. 10 und 10a. Horizontalschnitte durch einen Embryo von 45 mm Länge; der erste trifft die dorsale, der zweite die ventrale Knopfreihe. Die ganze Epidermis ist dunkel gehalten. Vergr. 25/1.

Fig. 11. Horizontalschnitt durch die vordere Dorsalis desselben Embryo. Vergrößerung 25/1.

Fig. 12. Querschnitt durch den Embryo von Fig. 6 dicht hinter dem After. Vergr. 80/1.

Fig. 13. Theil eines Querschnittes durch den Embryo von Fig. 7. Die embryonalen Muskeln sind Enden der Myotome, keine Knospen. Vergr. 80/1.

Fig. 14. Querschnitt durch denselben Embryo in der Höhe der vorderen Dorsalis; zeigt die Muskelknospen. Vgl. Fig. 7. Vergr. 80/1.

Fig. 15. Querschnitt durch den Embryo von Fig. 6, aber mehr nach vorn. Bei *p* Rest des postanalen Darmes. Vergr. 80/1.

Fig. 16. Querschnitt durch den Embryo von Fig. 2. Die Knöpfe liegen frei; das Nervenrohr ist dorsal offen; die unterste Schicht des Epithels ist dunkel gehalten. Vergr. 60/1.

Fig. 17. Querschnitt durch den Embryo von Fig. 5. Die unterste Schicht des Epithels ist dunkel gehalten; auf der rechten Seite bei *L* ein künstlicher Spalt in der Haut. Vergr. 80/1.

Fig. 18. Theil eines Querschnittes durch den Embryo von Fig. 2. Die hintere Dorsalis ist schräg getroffen. Unter dem Epithel hier und da Anlagen von Hautzähnen. Vergr. 16/1.

Tafel 17.

Fig. 1—4, 6—10 von *Scyllium stellare*, Fig. 5 von *Scyllium canicula*.

Fig. 1. Theil eines Querschnittes von Fig. 6. Vergr. 450/1.

Fig. 2. Dessgleichen von Taf. 16 Fig. 9. Die Zellen der Muskelknospe sind dunkel gehalten. Stadium jünger als das von Fig. 1, obwohl Embryo älter (vgl. Text p. 222). Vergr. 450/1.

Fig. 3. Theil eines Querschnittes durch einen Embryo von etwa 12 mm Länge. Das Rückenmark liegt der Haut noch unmittelbar an. Vergr. 225/1.

Fig. 4. Theil eines Schnittes wie der auf Taf. 16 Fig. 18 abgebildete. Zeigt die fertigen Hornfäden *h*. Bei *v* eine Vacuole. Vergr. 450/1.

Fig. 5. Theil eines Schnittes wie der auf Taf. 16 Fig. 8 abgebildete. Zeigt die Bildung der Hornfäden. Epithel zum Theil von der Bindegewebsschicht abgelöst. Vergr. 450/1.

Fig. 6. Querschnitt durch den Embryo von Taf. 16 Fig. 5, aber weiter nach hinten als der auf Taf. 16 Fig. 17 abgebildete. Vgl. Fig. 1. Das Rückenmark *N* ist durch ein Häufchen Zellen repräsentirt. *ch* = Chorda, *g* = Gefäße. Vergr. 120/1.

Fig. 7. Theil eines Querschnittes durch den Embryo von Taf. 16 Fig. 5, aber weiter nach vorn. Zeigt die Rückbildung des Hautsaumes vor der Caudalis ventralis. Vergr. 450/1.

Fig. 8 und 10. Dorsaler und ventraler Theil eines Querschnittes durch einen sehr jungen Embryo in der Höhe des Enddarmes *d*. Epithel bereits mehrschichtig. Vergr. 450/1.

Fig. 9. Theil eines Querschnittes durch den Embryo von Taf. 16 Fig. 2, etwas nach vorn von dem auf Taf. 16 Fig. 16 abgebildeten. Zeigt die Beziehungen zwischen Hornfäden und Hautknopf. Tiefste Lage der Epidermis dunkel gehalten. Vergr. 120/1.

Fig. 11. Hintere Dorsalis und Analis von *Mustelus vulgaris*. Abnormes Skelett. Natürl. Gr.

Fig. 12 und 13. Analis und Dorsalis von *Heptanchus*. Nat. Gr.

Fig. 14. Dorsalis eines anderen Exemplares von *Heptanchus*. Nat. Gr.

Fig. 15. Schnitt durch die hintere Dorsalis eines jungen Embryo von *Centrophorus*? Der Stachelknorpel wird bereits an der Spitze von einer Hautfalte umgeben. *G* = Gefäße, *N* = Rückenmark. Vergr. 8/1.

Fig. 16—18. Zweite Dorsalis von drei Exemplaren von *Scyllium canicula*. 16 und 17 von jungen Thieren (Vergr. 9/1), 18 von einem Embryo (Vergr. 15/1).

Fig. 19 und 20. Horizontalschnitte durch die 1. Dorsalis eines Embryo von *Centrina*. Schnitt 19 ist näher der Basis geführt, als 20, wo bereits das Email (*E*) gebildet ist und hinten auch die Hornfäden getroffen sind. *m* = Muskeln. Vergr. 8/1.

Fig. 21. Hintere Dorsalis eines alten Embryo von *Centrophorus*?, um die Schutzkappe des Stachels zu zeigen. Nat. Gr.

Tafel 18.

Die Querschnitte der Wurzeln der Spinalnerven sind durch schwarze Punkte wiedergegeben. *o* obere, *u* untere Wurzel. *b* Bogen, *i* Intercalarstück, *e* elastisches Band, *k* Knorpel.

Fig. 1. Skelett des Schwanzes von *Squatina* spec. Vergr. 2/1.

Fig. 2. Nerven des Schwanzes von *Heptanchus cinereus*. Von dem feinen medianen Netze in der Caudalis sind nur wenige Maschen gezeichnet. Die Segmentirung der Wirbelsäule verschwindet hinten, eben so gehen die sensiblen Wurzeln und sogar die Spinalnerven überhaupt ein. Nat. Gr.

Fig. 3. Stück des Schwanzskelettes von *Dasybatis clavata*. Nat. Gr.

Fig. 4. Vordere Dorsalis von *Zygaena malleus*. Die Haut ist nur noch bei *H* erhalten, im Übrigen bis auf die Knorpel, resp. die Muskeln *M* abpräparirt. Der Collector verläuft ganz dicht jenseits der Bindegewebsmembran, welche die Flosse abschließt; nur in dem punktirten Theile schimmert er nicht durch, sondern liegt innerhalb der Muskeln. Nat. Gr.

Fig. 5. Skelett der 1. Dorsalis von *Acanthias Blainvillei*. Stachel abgebrochen. *H* der aus der Flosse hervorragende Theil desselben. Nat. Gr.

Fig. 6. Derselbe Stachel, um das Verhältnis des Knorpels zur Schmelzschicht zu zeigen. Bei *q* Querschnitt desselben.

Fig. 7. Skelett und Nerven der 3. Dorsalis von *Acanthias Blainvillei*. Zeigt zugleich den Übergang von »ganzen« zu »halben« Wirbeln. Die Nerven sind etwas schematisch gehalten. Der Raum *H M* ist Haut und Musculatur. Der Hämalcanal ist punktirt. Nat. Gr.

Fig. 8. Skelett und Nerven der hinteren Flossen der *Zygaena* von Fig. 4. Bei der Präparation sind einzelne größere Nerven abgerissen. Nat. Gr.

Fig. 9. Skelett der 2. Dorsalis sammt dem betreffenden Stücke der Wirbelsäule von *Scymnus lichia*. Nat. Gr.

Fig. 10. Wirbelsäule von *Heptanchus*. Nat. Gr.

Fig. 11. Wirbelsäule von *Mustelus laevis*. Nat. Gr.

Fig. 12. Wirbelsäule von *Scyllium stellare*. Nat. Gr.

Fig. 13. Hinterste Spinalnerven von *Scyllium canicula*. Sensible Wurzel punktirt. Vergr. etwa 3/1.

Fig. 14. Copie nach Stannius Taf. 4 Fig. 7. Rumpfnerv von *Acanthias*. *G. s.* Ganglion, *R. a.* untere Wurzel, *R. c.* Ramus communicans, *R. m.* Zweig für den Seitenmuskel, *R. p.* obere Wurzel, *T. a.* unterer gemischter, *T. d.* oberer gemischter Ast.

Tafel 19.

Fig. 1. Flossen von *Scyllium stellare* mit ihren Nerven. Nat. Gr.

Fig. 2. Flossen von *Centrophorus granulosus* mit ihren hauptsächlichsten Nerven. Nat. Gr.

Fig. 3. Flossen von *Centrina Salviani*. In der vorderen Dorsalis ist außer den hauptsächlichsten, etwas schematisch behandelten Nerven auch das Skelett und die Richtung der Musculatur angegeben, in der hinteren Dorsalis nur das Skelett. Vergr. 1/2.

Über die chemische Beschaffenheit der sog. Hornfäden von *Mustelus* und über die Zusammensetzung der keratinösen Hüllen um den Eiern von *Scyllium stellare*.

Von

C. Fr. W. Krukenberg
in Jena.

Mit Hinweis auf die widersprechenden Angaben, welche über das chemische Verhalten der sog. Hornfäden in den Flossen der Fische, speciell der Selachier, in den histiologischen Arbeiten über diese Gebilde niedergelegt und von v. la Valette St. George[1] vor Kurzem zusammengestellt sind, veranlasste mich Herr Dr. Paul Mayer, dieselben einer eingehenderen Untersuchung zu unterwerfen und sandte mir zu diesem Zwecke mehrfach Hornfäden aus den Flossen von *Mustelus*, theils trocken, theils in Alkohol conservirt. Zur Gewinnung der Trockenpräparate waren die Flossen in siedendem Wasser abgebrüht, die Flossenhaut abgeschabt und die Fäden nach Abspülen mit Wasser und wenig Alkohol bei circa 50° C. getrocknet. In analoger Weise waren die in Alkohol versandten Fäden behandelt. Nach ihrer weiteren Reinigung boten beiderlei Präparate, welche sich gegen concentrirte Mineralsäuren noch etwas resistenter als frische, lediglich mittels kalten Wassers aus den Flossen isolirte Fäden erwiesen, keine Abweichungen in ihren chemischen Eigenschaften dar. Präparate dieser Art dienten sowohl zur Reindarstellung der Substanz, als auch zum Studium ihrer Zersetzungsproducte bei Einwirkung überhitzten Wasserdampfes und

[1] v. la Valette St. George, Über den Bau der Fettflosse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 17. 1880. p. 187—193. Vgl. auch M. v. Davidoff, Beitr. z. vergl. Anat. der hinteren Gliedmaße der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. 5. 1879. p. 456—459.

beim Kochen mit verdünnter Schwefelsäure. Zu den Verdauungsversuchen wie zur Prüfung auf die Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien fanden dagegen ausschließlich solche Fäden Verwendung, welche ich, bei Vermeidung jeder höheren Temperatur, nach dem Aufweichen mit kaltem Wasser aus Flossen herauslöste, die von Herrn Dr. Mayer in Neapel frisch zwischen Papier gelegt, mir nach einigen Tagen eingetrocknet zugegangen und sogleich in Arbeit genommen waren.

Am nächsten lag gewiss die Vermuthung, die Fäden möchten collagener Natur sein. Ich kochte desshalb den größten Vorrath der bei Siedetemperatur glashell bleibenden Fäden zwölf Stunden mit destillirtem Wasser aus, nachdem sie zuvor von den anhaftenden Eiweißgerinnseln aufs sorgfältigste befreit waren, und prüfte nach je 2—3 Stunden unterhaltenem Kochen die Flüssigkeit auf ein etwaiges Gelatinirungsvermögen, indem dieselbe vor erneuertem Wasserzusatz auf wenige Tropfen concentrirt und mindestens einen halben Tag lang ruhig stehen gelassen wurde. Das Wasser hatte dabei indess nur Spuren von organischer Materie aufgenommen, und niemals war an dem Verdampfungsrückstande eine Gelatine- oder Leimbildung wahrzunehmen. Wie nach mehrtägiger Einwirkung auch von kaltem Wasser, waren die Fäden stark gequollen, hatten sich stellenweise aufgefasert, waren leicht zerreißbar geworden und fühlten sich schleimig an; aber alles Erscheinungen, welche beim Trocknen über Schwefelsäure (wenn auch erst nach mehreren Tagen) vollständig schwanden und auch beim Kochen mit Essigsäure rasch wieder zurückgingen. Somit war erwiesen, dass ein collagener Stoff den Hornfäden nicht zu Grunde liegt.

Den proteolytischen Enzymen gegenüber verhalten sich die Hornfäden sehr ähnlich den collagenen Substanzen. In Pepsinsalzsäure von 0,1% an der Säure, welche rohes Fibrin in 2—3 Minuten verdaut, erfolgt, ohne dass ein weiterer Zerfall oder ein Undurchsichtigwerden der Fäden beobachtet wird, eine Verdauung derselben bei 38° C. binnen 6—7 Stunden; nur ganz unbedeutende Flöckchen bleiben zurück und die Verdauung vollzieht sich an frischen, zuvor nicht mit erwärmtem Wasser behandelten und gekochten Fäden gleich gut. Von tryptischen Verdauungsgemischen werden bei schwach saurer, neutraler oder alkalischer Reaction die Fäden nur dann verdaut, wenn sie zuvor mit Wasser gekocht wurden; die Verflüssigung erfolgt in diesem Falle sehr ähnlich wie bei der Pepsinverdauung, ohne dass sich die Fäden trüben, eine axiale Lockerung, einen Zerfall in Querstücke oder in Längsfibrillen erleiden. Hornfäden, welche zuvor weder mit Alkohol noch mit sieden-

dem Wasser behandelt sind, bleiben in rein gehaltenen Trypsinflüssigkeiten Tage lang unverändert, während Fäulnis zu einer Lockerung der wellig verlaufenden Faserzüge führt, von welchen an den frischen, glasartig homogenen Fäden kaum Andeutungen zu sehen sind. Durch das Verhalten zu Trypsin unterscheidet sich die Substanz der Hornfäden eben so wie das Collagen vom Elastin, zu Pepsin verhalten sich dagegen alle drei Substanzen gleich; denn auch die Elastine unterliegen nach wenigen Stunden der Einwirkung kräftiger Pepsinflüssigkeiten, und es bedarf dazu nicht, wie Horbaczewski [1] will, im günstigsten Falle einer Versuchsdauer von 24—72 Stunden, oder gar, wie Etzinger [2] angab, einer solchen von zehn Tagen. Befolgt man bei den Bereitungen der Enzymflüssigkeiten die von mir [3] gegebenen Vorschriften und nicht die leider noch so gebräuchlichen älterer Autoren, welche mehr oder weniger schwach wirkende Verdauungsflüssigkeiten liefern, so wird man, wie Ewald und Kühne [4] bereits lange vor Horbaczewski berichteten, sämmtliche Elastine nach kurzer Zeit angegriffen und nach wenigen Stunden verdaut finden. Nur ein Elastin ist bekannt geworden, welches sich durch eine außerordentliche Widerstandsfähigkeit gegen Trypsin auszeichnet; es ist das Schalenelastin des Ringelnattereies, welches von Hilger analysirt wurde und dessen Eigenschaften von mir [5] eingehender untersucht und beschrieben sind.

In concentrirten, kalt angewendeten Mineralsäuren (Salpetersäure, Schwefelsäure, Salzsäure) wie in Kalilauge (1 : 1) schrumpfen die Fasern, färben sich in der Salpetersäure bald darauf gelb, später rothbraun, während sie in concentrirter, roher Salzsäure bis zu ihrer Lösung ausnehmend durchsichtig bleiben, in concentrirter Schwefelsäure erst nach Stunden eine braungelbe Färbung und in concentrirter Kalilauge schon nach einigen Minuten eine opake Beschaffenheit annehmen. Von den Säuren wirkt Salpetersäure am energischsten auf die Fäden ein. Beschleunigt man den Lösungsvorgang durch wiederholtes Schütteln, so ist die Lösung in der rauchenden Salpetersäure nach etwa zwei Stunden complet geworden, in gewöhnlicher concen-

---

[1] J. Horbaczewski, Zeitschr. f. physiolog. Chemie. Bd. 6. 1882. p. 334.

[2] J. Etzinger, Zeitschr. f. Biologie. Bd. 10. 1874. p. 84.

[3] Krukenberg, Grundriss der medic.-chem. Analyse. Heidelberg 1884. p. 35 ff.

[4] A. Ewald und Kühne, Die Verdauung als histiologische Methode. Sep.-Abdr. a. d. Verhandl. des naturhist.-medic. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. I. Heft 5. 1876.

[5] Krukenberg, Vergl.-physiolog. Studien. II. Reihe. 2. Abth. 1882. p. 89—92.

trirter Salpetersäure bedarf es dazu einer längeren Zeit (ca. 4 Stunden), und noch etwas langsamer (in ca. 5 Stunden) verläuft der Lösungsvorgang in concentrirter, roher Salzsäure, aus welcher die einmal gelöste Substanz durch Wasserzusatz nicht wieder auszufällen ist. 5 und 10% ige Salpetersäure greift die Fäden innerhalb 6 Tagen nicht an und macht sie weder quellen oder schrumpfen noch trübe. Beim Schütteln mit concentrirter Kalilauge (1 : 1) zerbröckeln die spröde gewordenen Fasern schon nach einer Macerationsdauer von 2—3 Stunden; aber selbst nach 24 Stunden constatirt man keine vollständige Auflösung der weiter zerfallenen Masse; damit diese erfolgt bedarf es noch einer etwas längeren Maceration. Günstiger für eine rasche vollständige Auflösung erweist sich 10% ige Kalilauge, während eine 5% ige Lösung etwas langsamer einwirkt, die Fäden nach 24 Stunden zur Unkenntlichkeit quellen macht und bald darauf in Lösung überführt. Die Lösungen in Kalilauge erlitten weder beim Neutralisiren, noch beim Übersättigen mit Säuren (Salzsäure, Salpetersäure, Essigsäure, selbst nicht durch Gerbsäure nach vorausgegangenem schwachen Ansäuern mit Essigsäure) Fällungen, ausgenommen durch Salzsäure + Phosphormolybdänsäure; auch Ferrocyankalium gab in der essigsauren Lösung keinen Niederschlag. Weit langsamer als in Salpetersäure, Salzsäure und Kalilauge schreitet die Zersetzung in concentrirter reiner Schwefelsäure vor; abgesehen von einer sich langsam entwickelnden Bräunung ist nach 24stündigem Verweilen der Fäden in der Säure kaum eine Einwirkung wahrzunehmen und auch nach drei Tagen sind die Fäden noch nicht tiefgreifender verändert, erst am fünften Tage wird eine gleichmäßige Verschleimung augenfälliger. Beim Kochen erfolgt die Lösung in allen Fällen selbstverständlich ungleich rapider; bei Anwendung von stärkeren Laugen oder von Salpetersäure ist dieselbe eine fast momentane. Verdünntere Mineralsäuren, concentrirte Essigsäure wie Ammoniak lassen die Fäden tagelang intact, Eisessig und Ammoniak selbst bei anhaltendem Kochen.

Nach zehn Stunden und länger fortgesetztem Erhitzen mit 30 ccm destillirten Wassers auf 170—200° C. im zugeschmolzenen Glasrohre hatten 0,8 g der Hornfäden ihre Structur gänzlich eingebüßt, doch nur Spuren der Substanz waren als Albumosen und diffundibele Peptone in Lösung gegangen; alles Übrige war in einen verfilzten, kleberartigen Detritus verwandelt, der (bei starker Vergrößerung untersucht) sich aus an einander haftenden kleinsten Fäserchen bestehend erwies [1].

[1] Horbaczewski (a. a. O., p. 344) giebt an, dass 2 g Elastinpulver, dar-

Dieser Umwandlung entsprechend gab die von dem ungelösten Rückstande abfiltrirte, wenig gelblich gefärbte, sehr schwach nach Schwefelwasserstoff riechende, neutrale Flüssigkeit folgende Reactionen. Keinen Niederschlag bewirkten wenig oder viel Alaun, neutrales oder basisches Bleiacetat, wohl aber Gerbsäure wie Salzsäure + Phosphormolybdänsäure. Durch Quecksilberchlorid entstand eine unbedeutende Trübung, eben so auf vorsichtigen Zusatz von Essigsäure wie von Salpetersäure, auf reichlicheren Säurezusatz verschwanden letztere Trübungen aber sofort wieder; eben so löste sich die in der mit Essigsäure angesäuerten Flüssigkeit auf Ferrocyankalium entstandene geringe Fällung bei reichlicherem Essigsäurezusatz sogleich wieder auf. Die Xanthoproteinreaction fiel positiv aus, eben so die Biuretprobe, doch eine Reduction des Kupfersalzes bei Natronzusatz und bei anhaltendem Kochen erfolgte nicht. In der nämlichen Weise mit überhitztem Wasser sechs Stunden lang bei 165—170° C. behandelte Hornfäden, 1,2 g an Gewicht, lieferten ein Filtrat, welches sich gegen die Reagentien dem vorigen völlig gleich verhielt und auf dem Wasserbade bis auf wenige Tropfen eingedickt, weder leimte noch gelatinirte.

Für die Elementaranalysen und zur Darstellung der Zersetzungsproducte, welche sich beim Kochen der Fäden mit verdünnter Schwefelsäure bilden, wurden die Fäden einer weitern Reinigung unterworfen, indem dieselben 16 Stunden mit destillirtem Wasser gekocht, dann einzeln ausgelesen, von den beim Kochen trübe gewordenen Anhängseln eiweißartiger oder collagener Beschaffenheit befreit und mit Essigsäure längere Zeit im Sieden erhalten wurden. Hierauf wurden die Fäden noch einen Tag mit 1—2% iger Salzsäure macerirt, sorgfältig mit Wasser ausgewaschen, abgepresst, mit Alkohol warm extrahirt und fein zerkleinert, mit Äther übergossen, mehrere Tage mit dem Äther stehen gelassen und während dieser Zeit wiederholt damit ausgeschüttelt. Eine Behandlung mit auch noch so verdünnter Lauge unterblieb, weil dieselbe die Substanz nicht ganz intact zu lassen scheint.

Das so gewonnene Präparat hatte die Form der Fasern unverändert beibehalten, war verhältnismäßig leicht zu pulverisiren, besaß (ähnlich getrocknetem Eieralbumin) einen Stich ins Gelbe, reagirte gleich den

gestellt aus dem Nackenbande vom Ochsen, mit 50 ccm Wasser im zugeschmolzenen Glasrohre etwa 20 Stunden auf ca. 100° C. erhitzt, eine gelblich gefärbte Flüssigkeit gaben, in welcher nur eine geringe Menge von ungelöst gebliebener Substanz suspendirt war. So tiefgreifend wie jenes Elastin werden die Hornfäden bei dieser Procedur jedenfalls nicht verändert.

Eiweißstoffen bei der Xanthoproteïn- und MILLON'schen Probe, färbte (gleich dem Elastin aus dem Nackenbande des Ochsen) aber weder sich, noch die umgebende Flüssigkeit bei kurzem Kochen mit concentrirter roher Salzsäure roth, violett oder blau, sondern eine Verfärbung der Lösung ins Purpurfarbige stellte sich erst nach längerem Kochen mit der Säure oder nach dem Eindampfen der Flüssigkeit ein. Bei Ausführung der ADAMKIEWICZ'schen Reaction mit der von HAMMARSTEN vorgeschlagenen Modification erfolgte ohne Andeutung einer Violett- oder Purpurfärbung rasch Lösung der Masse zu einer schwach bräunlichgelb tingirten Flüssigkeit. Beim Erhitzen auf Platin über freier Flamme schmolz die Substanz, blähte sich ein wenig auf und hinterließ nach dem Verkohlen eine weiße Asche.

7 g Hornfäden mit 150 ccm 4%iger Schwefelsäure gekocht, verloren ihre Durchsichtigkeit und lösten sich langsam zu einer bräunlichgelben, Anfangs trüben, später sich klärenden Flüssigkeit auf. Nach sechsstündigem Kochen wurde die Lösung mit Baryumcarbonat neutralisirt und das Filtrat auf dem Wasserbade eingeengt; es enthielt von sicher nachweisbaren, krystallisabelen organischen Stoffen Glykocoll, Leucin und daneben auch Tyrosin. Die vorhandenen Albumosen und Peptone lösten Kupferoxyd wie Kupferoxydul und verhinderten so die directe Ausführung der TROMMER'schen Zuckerprobe, doch war nach V. BABO's Verfahren reducirtes Kupferoxydul in den ersten, stark nach Leimpeptonen riechenden Dialysaten nachweisbar, welche nach Natronzusatz beim Kochen auch schwach reducirend auf Magisterium Bismuthi einwirkten. Ein hyalogener Bestandtheil, wie solcher z. B. in jedem Knorpel enthalten ist, scheint sich demnach auch in den Hornfäden zu finden.

Das fein pulverisirte und bei 130° C. bis zu eingetretener Gewichtsconstanz im Luftbade getrocknete, reine Präparat diente zu folgenden Analysen:

0,6846 g hinterließen 0.0012 Asche = 0,14%, welche bei den, zu den folgenden Bestimmungen verwendeten Substanzmengen in Abzug kamen.

0,4010 g lieferten 0,0130 g Baryumsulfat (0,0018 g S.) = 0,45% Schwefel.

0,8504 g gaben 1,5472 g Kohlensäure (0,4220 g C.) = 49,74% Kohlenstoff und 0,4694 g Wasser (0.05216 g H.) = 6,13% Wasserstoff.

0,5110 g gaben 0,9352 g Kohlensäure (0,25505 g C.) = 49,91% Kohlenstoff und 0,2731 g Wasser (0,03055 g H.) = 5,98% Wasserstoff.

0,4632 g lieferten 64,1 ccm Stickstoff bei 15,4° C. und 750,5 mm Barometerstand = 0,073957 g oder 15,97% Stickstoff.

	Elastin aus dem Nackenband vom Ochsen			Schalen-elastin des Ringel-nattereies (Hilger)	Elastoïdin aus den Hornfäden von *Mustelus* (Krukenberg)	
	(Tilanus)	(W. Müller)	(Horbaczewski)		I	II
C	54,90—55,65	55,09—55,72	54,13—54,57	54,68	49,74	49,91
H	7,25 — 7,41	7,11 — 7,67	6,89 — 7,09	7,24	6,13	5,98
N	17,52—17,74	15,71—16,52	16,59 u. 16,91	16,37	15,97	
S		0,08	0	0	0,45	

Vergleichen wir diese Procentzahlen mit denen, welche für die Elastine gefunden sind (s. obige Zusammenstellung), so ergiebt sich selbst dann, wenn wir die in den Hornfäden vorhandenen 0,45% Schwefel auf nebensächliche Beimengungen, auf genetische Übergangsproducte beziehen wollten, eine große Differenz (speciell im Kohlenstoffgehalte) zwischen der Substanz der Hornfäden und den Elastinen verschiedenartigster Vorkommnisse [1]. Die elementare Zusammensetzung der Hornfäden beweist nicht weniger schlagend als ihr Verhalten zu Trypsin, dass dieselben nicht aus Elastin bestehen. Obschon es nun aber außer Zweifel steht, dass viele der sog. Hornfäden anderer Vorkommnisse, an welchen verschiedene Forscher (Bruch, Gegenbaur, v. la Valette St. George) eine ungleich leichtere Löslichkeit [2] für Essigsäure wie für verdünnte kalte Kalilauge constatirten, weniger resistent sich verhalten als die Hornfäden von *Mustelus*, und es mir auch kaum fraglich erscheint, dass die organische Grundsubstanz letzterer Gebilde sehr nahe steht,

[1] Vgl. des Näheren Krukenberg, Grundzüge einer vergl. Physiologie der thierischen Gerüstsubstanzen. Heidelberg. 1885. p. 226. — Das in dieser Schrift über die Verdauung der Hornfäden durch Trypsin Gesagte basirt lediglich auf Untersuchungen auf zuvor gekochten Fäden und ist desshalb dem Obigen entsprechend abzuändern.

[2] Für reine Altersdifferenzen können diese Abweichungen unmöglich gehalten werden.

vielleicht sogar identisch ist derjenigen Materie, welche von Frémy[1] in den Gräten von Fischen wie in Knochen von Wasservögeln nachgewiesen ist, welche er aber (obgleich sie ihm mit dem Osseïn isomer zu sein schien) durch Kochen mit Wasser nicht in gelatinirende Lösungen überzuführen vermochte, so kann die Substanz doch eben so wenig den Collagenen zugezählt werden, deren Eigenthümlichkeit gerade in dem Gelatinirungsvermögen gesucht wird, welches den Hornfäden vollkommen abgeht. Erwägen wir jedoch, dass sich die Hornfäden in allen Eigenschaften, in welchen sie sich von den Collagenen entfernen, eng den Elastinen anschließen, so darf wohl mit Recht die Frage aufgeworfen werden, ob die Elastine eine absolute Trennung von den Collagenen überhaupt zulassen und nicht vielmehr nur als Derivate leimgebender Stoffe zu betrachten sind. Letzterer Auffassung reden unsere Erfahrungen an den Hornfäden jedenfalls sehr das Wort; ob indess die zur Bildung der Elastine führenden Processe nicht eben so eigenartige sind als die, welche die Epithelialgebilde und gewisse Secretmassen verhornen machen, ist vorläufig als eben so unentschieden zu betrachten wie die Frage, ob Collagene direct elastinisiren können oder ob den Repräsentanten beider Classen nur eine gemeinsame Muttersubstanz zukommt, die unter gewissen Verhältnissen in Collagen, unter anderen in Elastin übergeht. Nach allen diesen Erwägungen schien es mir rathsam, die in vielfacher Beziehung so eigenartige Substanz der Hornfäden Elastoïdin zu nennen.

Die mit kalter, verdünnter Salzsäure ausgezogenen und darauf zwei Tage der Einwirkung sehr wirksamer Pepsinsalzsäure bei 38° C. ausgesetzten Eierschalen von *Scyllium stellare* wurden bei 128° C. bis

---

[1] E. Frémy (Ann. de chim. et de phys. 3. Sér. T. 43. 1855. p. 59 et 60) sagt von diesem Körper Folgendes:

»Ainsi j'ai trouvé, dans les os de certains palmipèdes et dans les arêtes de poissons, un corps azoté qui diffère évidemment de l'osséine, car il resiste à l'action de l'eau bouillante et à celles des acides.«

»Pour le préparer, je traite par l'acide chlorhydrique étendu et froid des os d'oiseaux aquatiques ou des arêtes de poissons; lorsque l'acide a opéré la dissolution des sels calcaires, la matière organique est lavée à l'eau froide, puis soumise à l'action de l'eau bouillante; l'osséïne contenue dans ces os se transforme en gélatine, et il reste en suspension dans l'eau une substance transparente élastique qui a conservé la forme de l'os. Cette matière soumise à l'analyse m'a paru isomérique avec l'osséïne.«

zu eingetretener Gewichtsconstanz getrocknet und erwiesen sich alsdann folgendermaßen zusammengesetzt:

0,5635 g hinterließen 0,0007 g Asche = 0,12%; das Präparat ist in Hinblick auf den bedeutenden Schwefelgehalt bei den folgenden Bestimmungen als aschefrei betrachtet.

0.5749 g lieferten 0,0334 g schwefelsaures Baryum (0,004587 g Schwefel) = 0.80% Schwefel.

0.7004 g lieferten 0,0425 g schwefelsaures Baryum (0,005835 g Schwefel) = 0.83% Schwefel.

0,4540 g lieferten 0,0308 g schwefelsaures Baryum (0,00423 g Schwefel) = 0.93% Schwefel.

0,9627 g lieferten 0,0670 g schwefelsaures Baryum (0,0092 g Schwefel) = 0,95% Schwefel.

0,4135 g gaben 0,7803 g Kohlensäure (0,2128 g Kohlenstoff) = 51.46% Kohlenstoff und 0,2428 g Wasser (0,02698 g Wasserstoff) = 6,52% Wasserstoff.

0.4528 g gaben 0,8552 g Kohlensäure (0,23325 g Kohlenstoff) = 51,53% Kohlenstoff und 0,2662 g Wasser (0,0295 g Wasserstoff) = 6,51% Wasserstoff.

0,3301 g lieferten 43,8 ccm Stickstoff bei 746 mm Barometerstand und 14,3° C. = 0,050475 g oder 15,59% Stickstoff.

0,4059 g lieferten 52,7 ccm Stickstoff bei 749,2 mm Barometerstand und 13.3° C. = 0,061276 g oder 15,10% Stickstoff.

Trennt man, wie ich es für rathsam erachte, die Gerüstsubstanzen von Glykosidnatur, denen auch die Hyalogene und Hyaline zuzurechnen sind, als besondere Classe von den albuminoïden Stoffen ab, so fällt der Begriff des Mucins (in fester Form) mit den Hornsubstanzen oder Keratinen zusammen. Ohne Frage handelt es sich bei den Eihüllen der Selachier um einen Körper aus der letzteren Gruppe, um eine Keratinsubstanz oder, was dasselbe sagt, um ein fest gewordenes Mucin. Wie ich bereits früher (Vergl.-physiologische Studien. II. Reihe. I. Abth. Heidelberg 1882. p. 63) bemerkte, geben die Eierschalen der Selachier sowohl die Millon'sche Reaction als auch entwickeln mit Kali geschmolzen Indol und, durch siedende verdünnte Schwefelsäure zersetzt, entsteht aus ihnen auch Leucin und Tyrosin in allerdings wechselnder Menge. Eben so geben sie (wie alle sonstigen Keratine) die Xanthoproteïnreaction mit voller Deutlichkeit, färben bei anhaltendem Kochen mit concentrirter Salzsäure sich aber weder selbst noch die Säure roth, purpurn oder violett, und auch die Reaction von Adamkiewicz fällt an ihnen negativ aus.

Bei Erledigung der Keratinfrage dürfte vielleicht der niedrige Schwefel- und Stickstoffgehalt der *Scyllium*-Eierschalen ein nicht geringeres Interesse besitzen als die Thatsache, dass die dem Uterus entnommenen jungen Eierschalen (wenigstens gilt das für *Scyllium* zwar von Pepsin, nicht aber von Trypsin verdaut werden, während mit zunehmendem Alter und speciell in dem Stadium, wo die Eier bereits abgelegt sind, die Schalensubstanz sich den proteolytischen Enzymen gegenüber als eben so widerstandsfähig erweist wie die übrigen Keratine[1]. Diese Altersdifferenzen der Schalensubstanz glaubte ich früher als specifische auffassen zu müssen; ich bin aber jetzt der Ansicht, dass zwischen den Eihüllen von *Scyllium* und *Myliobatis* keine durchgreifende chemische Differenzpunkte bestehen, und dass auch die wechselnden Mengen von Leucin und Tyrosin, welche die Schalen beider Selachierarten beim Kochen mit verdünnter Schwefelsäure lieferten, auf Altersunterschiede der Schalensubstanz zu beziehen sind. Wie ich schon oben erwähnte, dienten zu den angestellten Analysen solche Eierschalen von *Scyllium*, welche durch sonst kräftig wirkende Pepsinsalzsäure bei 38—40° C. in ersichtlicher Weise nicht mehr angegriffen werden.

6 Stunden mit destillirtem Wasser im zugeschmolzenen Glasrohre auf 165—170° C. erhitzt, lösten sich die in feine Streifen geschnittenen Schalen zu einer, durch kleinste weiße Partikelchen milchig getrübten Flüssigkeit auf, welche stark nach Schwefelwasserstoff roch, ein goldgelbes, schwach alkalisches Filtrat lieferte und einen zwar stark klebenden, aber nicht gelatinirenden Verdauungsrückstand von bitterem Geschmack hinterließ. Das goldgelbe, durch ein längeres Kochen im offenen Gefäße von Schwefelwasserstoffgas befreite Filtrat wurde stark gefällt durch Phosphormolybdänsäure (nach vorausgegangenem Ansäuern mittels Salzsäure), durch Quecksilberchlorid, Gerbsäure, durch Metaphosphorsäure (beim Kochen bis auf Spuren schwindend) und durch Silbernitrat (beim Erwärmen erfolgte Reduction des Silbersalzes). Weniger beträchtlich waren die durch Alaun, durch Essigsäure, Salpetersäure und Salzsäure bewirkten Fällungen, welche durch einen Über-

[1] Ähnliches scheint schon v. Morochowetz beobachtet zu haben; wenigstens bemerkt Kühne (Unters. a. d. physiolog. Inst. der Univ. Heidelberg. Bd. I. Heft 2. 1877. p. 220): »Hinsichtlich der Resistenz des Keratins zeigen neuere Erfahrungen von Dr. Morochowetz, dass es jedoch verhornte Gewebe, namentlich der Oberhaut giebt, welche sehr kräftigen Pepsinsäuren erliegen, besonders nach vorausgegangenem Kochen mit Wasser.«

schuss des angewendeten Reagens sogleich wieder in Lösung gingen; auch neutrales wie basisches Bleiacetat erzeugten keine beträchtlicheren Niederschläge, und Ferrocyankalium (nach vorausgegangenem Ansäuern der Flüssigkeit mit Essigsäure), Ammoniak wie Natronlauge riefen nicht einmal Trübungen hervor. Die Millon'sche, die Biuret- und die Xanthoproteïnreaction traten in exquisitem Maße auf. Ein größerer Theil der Flüssigkeit wurde schließlich noch mittels des Kühne'schen Schlauchdialysors[1] der Dialyse unterworfen; im Schlauche schieden sich dabei reichliche Mengen von Albumosen aus, während das umgebende Wasser viel von diffundirten Peptonen enthielt. Nach Fällung der Albumosen und Peptone durch absoluten Alkohol gelang es regelmäßig Tyrosin wie Leucin unter den Zersetzungsproducten nachzuweisen.

Wiederholungen des Zersetzungsvorganges durch überhitzten Wasserdampf ergaben nicht immer genau dieselben Resultate, auch dann nicht, wenn die Röhren mit den Schalenkeratinstreifen in gleicher Weise beschickt und die gleiche Zeit auf der nämlichen Temperatur erhalten wurden. Gewisse Säuren (z. B. Schwefelsäure) bewirkten in der einen Probe eine Fällung, in einer anderen wieder nicht, der Geruch nach Schwefelwasserstoff trat bald stärker, bald schwächer hervor, und in zwei Röhren zeigte die Auflösung des Keratins selbst eine stark saure Beschaffenheit, ohne dass die Acidität, welche sich an Lackmuspapier durch eine bleibende Röthung documentirte, lediglich durch absorbirtes Kohlensäure- oder Schwefelwasserstoffgas bedingt sein konnte. Diese Abweichungen sind bei dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft indess wohl sämmtlich ohne Belang.

Erhitzt man bei vorgelegtem Rückflusskühler das goldgelbe Filtrat der mit destillirtem Wasser auf 170° C. erwärmten Eierschalenstücke mit 2% iger Schwefelsäure zum Sieden, so färbt sich die Flüssigkeit bräunlichgelb; neutralisirt man nach 6 Stunden lang fortgesetztem Kochen die in der Farbe unverändert gebliebene Flüssigkeit durch Baryumcarbonat, engt die vom Baryumsulfat abfiltrirte Lösung auf dem Wasserbade bis auf ein kleines Volum ein, so erhält man mit Natronlauge und Kupfersulfat immer nur die Biuretreaction, niemals eine Reduction der Kupferverbindung bei Siedetemperatur; in reichlichem Maße bildet sich dabei Tyrosin neben verhältnismäßig wenig Leucin. In gleicher Art verhalten sich alle übrigen, von mir in dieser Beziehung geprüften Hornstoffe, wie Kuhhorn, Schildpatt, menschliche Haare und Fischbein.

[1] Vgl. Krukenberg, Grundriss etc. p. 38.

7098
Jan. 26, 1886.

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

SECHSTER BAND.

III. HEFT.

MIT 5 TAFELN.

BERLIN,
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1885.

Ausgegeben den 12. December 1885.

Bd. VI, Heft 1. mit 9 Tafeln erschien im März 1885 zum Preise von 14 Mark.
Bd. VI, Heft 2. mit 11 Tafeln, im September 1885 zum Preise von 16 Mark.

Inhalt.

Seite

Jaquet, M., Recherches sur le Système vasculaire des Annelides. (Avec les Planches 20—22.) 297

Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte d. Wirbelthierkörpers. (Mit Taf. 23 u. 24.)

IX. Die unpaare Flosse in ihrer Bedeutung für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der Tunicaten und des Amphioxus, und die Reste der Beckenflosse bei Petromyzon 399

X. Zur Phylogenese des Wirbelthierauges 432

Berichtigung eines sinnstörenden Druckfehlers:

Pag. 249 ist in der Anmerkung hinter Scylliolamniden ein »nicht« einzuschalten.

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge.

Im Verlag von **R. Oldenbourg** in **München** und **Leipzig** ist soeben erschienen:

Die Sehorgane der Thiere

Vergleichend anatomisch dargestellt

von

Dr. Justus Carrière,

Privatdocent der Zoologie an der Universität Straßburg.

gr. 8. 205 Seiten mit 147 Abbildungen und einer Tafel. Geheftet 9 *M.*

Verlag von **Friedrich Vieweg & Sohn** in **Braunschweig.**

(Zu beziehen durch jede Buchhandlung.)

Soeben erschien:

Untersuchungen

über die

Physiologie des Froschhirns

von **Dr. J. Steiner.**

Mit 32 Holzstichen. gr. 8. geh. **Preis 5 Mark.**

Recherches sur le Système vasculaire des Annélides.

Par

Maurice Jaquet.

Avec les Planches 20—22.

En consultant les traités relatifs aux Annélides, on est frappé de deux choses: La quantité d'auteurs qui ont pris ces animaux pour thème de leurs observations, et le grand nombre de points sur lesquels ces auteurs ne sont pas tombés d'accord. Quelques ouvrages ont pour but un essai de classification, d'autres s'attachent plus spécialement à l'étude d'un organe. Depuis longtemps la question de savoir si les Hirudinées doivent être considérées comme des Plathelminthes ou comme apparentées aux Chétopodes, est agitée sans qu'une solution définitive en soit donnée. Or dans ces recherches, deux modes d'investigation s'offrent à l'observateur: Ou étudier complètement un ou plusieurs animaux de chaque groupe, ou décrire un même système dans toute la série, pour ensuite comparer les résultats. C'est cette dernière méthode que j'ai suivie dans ce travail et le système circulatoire fut uniquement celui sur lequel je portai mon attention. Deux ordres d'Annélides furent étudiés sous ce point de vue: Les Hirudinées et les Chétopodes. Les premières ainsi que le *Lumbricus terrestris* furent observés à Genève au laboratoire d'anatomie comparée, sous la direction de C. Vogt et E. Yung. Je saisis cette occasion pour exprimer à mes professeurs, mes sentiments de reconnaissance et leur adresser mes remercîments pour les soins qu'ils ont apportés à me fournir un abondant matériel, ainsi que pour leurs conseils, lesquels ont beaucoup contribué à l'achèvement de la première partie de ce travail.

La seconde partie comprenant le *Lumbricus trapezoïdes* et les Polychètes, a été entreprise à la station zoologique de Naples. Les indications que m'ont fournies Eisig et Lang m'ont été d'un grand secours et, grâce à l'excellente installation de la station, j'eus toujours une grande abondance d'Annélides.

C'est entouré de ces facilités, que j'ai pu mener à fin ce travail. C'est malheureusement une étude incomplète de laquelle on ne peut tirer que des conclusions plus ou moins générales, car la base sur laquelle elles reposent, ne comprend pas un assez grand nombre de faits. Beaucoup d'autres Annélides, dont le système vasculaire est peu connu pourraient présenter des particularités, pouvant être mises avec succès à profit pour la solution si difficile du classement des individus du groupe.

Dans ces recherches, ayant trait au système circulatoire, je me suis servi principalement de la méthode des injections lorsque les vaisseaux le permettaient; quelquefois des coupes. Mon but était seulement de préciser la disposition des canaux sanguins sans nullement entrer dans les considérations au point de vue de la marche du sang, de la distinction entre ce que l'on doit considérer comme artère ou comme veine. D'après cela, souvent il se présentera une phrase comme celle-ci: De ce canal part une branche qui va aboutir à l'organe. Elle peut donner à entendre que le sang chemine du canal à l'organe, tandis qu'il en peut être tout le contraire. J'ai seulement eu en vue la disposition des canaux et non la marche de leur contenu.

Partie opératoire.

Comme les injections occupent une des premières places dans les investigations relatives au système circulatoire des Annélides; il est de première nécessité d'avoir sous la main une masse présentant les conditions requises dans ce but et de bons instruments pour faire pénétrer celle-ci dans les vaisseaux sanguins.

Les masses dont je me suis servies sont de deux colorations différentes; le choix des couleurs n'est pas indifférent dans cette question. Si nous avons un animal dont les organes internes ainsi que les téguments sont foncés comme par exemple chez l'*Hirudo medicinalis*, il est évident que nous choisirons, pour injecter les canaux, une matière colorée en blanc ou en jaune; si, au contraire, nous avons à faire à un animal transparent, les couleurs sombres seront préférées.

Les injections peuvent se faire à chaud ou à froid. Les pre-

mières se recommandent surtout pour les gros animaux chez lesquels on ne peut pas suivre le trajet des canaux sans le secours du scalpel. Rarement j'ai eu l'occasion d'employer les masses à froid. On ne possède que peu de matières colorantes solubles pouvant être employées pour les injections. La plus ordinairement usitée est le bleu de Prusse. Le grand inconvénient de l'injection à froid, c'est lorsque la canule est retirée du vaisseau, l'animal étant généralement examiné sous l'eau, le liquide reflue en arrière et les canaux se vident complètement, si on n'a pas soin de faire une ligature. Mais celle-ci est une opération difficile, pour ne pas dire impossible chez quelques Annélides, car, ou les canaux sont trop petits, ou ils sont tellement accompagnés de capillaires sanguins qu'il est bien rare que l'on puisse lier le vaisseau principal sans en déchirer d'accessoires.

Les masses que j'ai employées à chaud contiennent comme base de la gélatine et comme matière colorante du bleu de Prusse ou du chromate de plomb. Ce dernier s'obtient facilement en faisant réagir à l'état liquide du bichromate de potasse et de l'acétate de plomb. Le résultat est la formation d'un abondant précipité jaune. Il faut avoir soin de laver ce dernier sur le filtre, puis on l'exposera à l'air jusqu'à ce qu'il soit à peu près sec. Alors on prépare la masse. A cet effet, on prend de la gélatine en plaques; après l'avoir coupée en morceaux, on la mélange à une quantité plus ou moins grande d'eau, suivant le degré de solidité de la masse que l'on désire, on la fait dissoudre au bain-marie, on y mélange, une fois la dissolution achevée, un peu de chromate de plomb reduit préalablement en bouillie. On filtre sur de la toile, puis on laisse la masse se refroidir pour juger de sa consistance. Si la gélatine doit être colorée en bleu, on la fera dissoudre directement dans du bleu de Prusse liquide, dans ce cas on a l'avantage de pouvoir filtrer sur un filtre de papier.

Pour les Hirudinées, l'injection ne peut pas être pratiquée sur des animaux vivants. Il ne faut se servir de la masse que quelque temps après la mort. Pour les autres Annélides il y a des différences à observer. Le chloroforme et l'alcool sont les deux moyens les plus employés pour tuer les Annélides en vue de l'injection, ou l'eau douce pour quelques espèces marines. Les deux premiers liquides ne doivent être employés qu'à dose nécessaire, car un excès devient nuisible pour la réussite de l'injection. Si la sangsue est mise dans de l'eau, tenant en dissolution un peu de chloroforme, elle ne tardera pas à présenter quelques mouvements de moins en moins vifs, puis tombera au fond du bocal pour demeurer complètement immobile. Il faut bien se garder

de la retirer alors pour pratiquer l'injection, les muscles sont dans un état de contractilité telle, que toute tentative devient inutile. La sangsue doit être laissée dans l'eau pendant un temps plus ou moins long, temps variable suivant les saisons. En été, après un jour, l'animal peut être injecté, en hiver il faut le double de temps. J'ai eu l'occasion d'injecter le 26 février 1884 une sangsue médicinale qui avait séjourné dans l'acide borique depuis le 26 février 1882. L'animal avait conservé encore la couleur de sa peau avec ses taches plus claires. L'injection réussit très bien, tous les canaux se remplirent du liquide gélatineux, les plus fins résistèrent admirablement à la pression. Lorsque l'on opère à chaud, l'eau dans laquelle l'animal est plongé, ne doit pas dépasser 35°. Quelques auteurs ont proposé comme masse le mercure, mais il ne pénètre que sous de fortes pressions qui ont pour graves inconvénients de faire sauter les parois des vaisseaux, surtout lorsque ceux-ci sont d'un diamètre assez petit.

Diverses formes de seringues ont été proposées et employées pour les injections. Pour les Annélides la plus commode est la plus simple. Elle est facile à se procurer, car elle consiste en un tube de verre, finement étiré à une extrémité et muni à l'autre d'un tube de caoutchouc. Peu avant l'injection, on plonge le verre dans l'eau chaude pendant quelques instants; puis, après en avoir expulsé l'eau qu'il pouvait contenir, on l'emplit par aspiration de la masse liquide et filtrée. Si l'on versait directement celle-ci dans le tube par sa large extrémité, il pourrait se faire que dans la masse se trouvent des granulations assez grandes pour obstruer l'extrémité effilée du tube. Après avoir introduit l'extrémité de la canule dans le vaisseau, on les serre tous deux avec une pincette, puis on pousse l'injection à volonté. Suivant qu'elle doit pénétrer dans de gros vaisseaux, ou dans des capillaires, on règle aisément la pression au moyen du souffle en tenant l'extrémité du tube de caoutchouc dans la bouche. Lorsque l'opération est jugée terminée, on porte rapidement l'animal sous un jet d'eau froide, la gélatine ne tarde pas à se coaguler. On pourra alors se livrer aux recherches sans risquer de voir les vaisseaux se vider à la moindre piqûre faite à leurs parois.

Hirudo medicinalis.

(Planche 20 Fig. 1—10.)

Depuis fort longtemps la sangsue médicinale a attiré l'attention des auteurs. Elle a été l'objet de nombreuses recherches. Chaque observateur apportant sa part de découvertes dans le système circula-

toire, celui-ci est maintenant, on peut dire, connu d'une manière satisfaisante dans ses grandes lignes. La sangsue médicinale fit, pendant les premiers temps de l'étude des Hirudinées, presque seule le sujet des recherches. Sa taille, son emploi en médecine, ont excité la curiosité des observateurs, et on comprend que ses congénères aient été un peu laissées à l'écart.

Vers la fin du 17me siècle J. de Muralto avait donné une description anatomique de la sangsue. Avant lui, on ne s'était guère occupé que de l'organe de succion. Les études faites pendant le 18me siècle ne révèlent rien de nouveau, au contraire, elles semblent dénoter un recul dans l'observation. Au commencement de ce siècle, plusieurs observateurs ont contribué à l'avancement de l'étude du système circulatoire de l'*Hirudo medicinalis*. Il faut mentionner Spix (3), Bojanus (4) Dugès, (11). Puis sont venus Delle Chiaje (8. 9) et en 1846 Moquin Tandon (21). Cet auteur dans la nouvelle édition de sa monographie donne d'amples détails sur les organes internes, l'embryogénie, la conservation et sur d'autres sujets concernant les Hirudinées. En 1862 P. Gratiolet (44) décrit tout au long le système circulatoire de cette Annélide; c'est sous ce point de vue, l'ouvrage le plus complet que nous ayions. L'auteur a fort bien constaté et décrit tous les canaux et leurs branches de communication. Il n'y a que fort peu de choses à ajouter à ce travail. Depuis Gratiolet on s'est peu occupé de l'étude complète du système vasculaire de l'*Hirudo medicinalis*. Parmi les publications subséquentes nous devons citer celles de Ray Lankester (70), Whitman (68), ainsi que l'ouvrage de Vogt et Yung (81).

Un examen superficiel révèle l'existence de quatre grands canaux longitudinaux. Ils sont connus depuis longtemps et ne font plus l'objet d'aucun doute. Ces quatre canaux sont deux latéraux, un dorsal, un ventral. Ce dernier est celui dont la connaissance est la plus récente. Il entoure le cordon nerveux.

Vaisseaux latéraux. Ces canaux, comme leur nom l'indique, courent sur les côtés de l'animal. Ils s'avancent de l'extrémité antérieure à l'extrémité postérieure non en ligne droite, mais en décrivant de nombreuses courbes, celles-ci sont très régulières et surtout bien accentuées dans la moitié postérieure de l'animal. On peut, après avoir ouvert une sangsue, compter jusqu'à dix-neuf de ces courbes concaves et dix-huit convexes. Ces dernières alternent avec les ganglions, de sorte que ceux-ci sont placés au même niveau que les courbes concaves.

Les vaisseaux latéraux sont les plus grands. Ils vont en s'amincissant à mesure qu'ils se rapprochent des ventouses anale et buccale. Ils sont en relation avec d'autres vaisseaux au moyen de branches secondaires qui seront décrites plus loin. Dans la partie antérieure de l'animal les latéraux communiquent ensemble (Fig. 1 *vl*). Cette relation ne me paraît pas avoir été observée jusqu'à présent avec beaucoup de détails, car les auteurs n'en parlent pas ou n'en disent que fort peu de choses. Elle est assez difficile à bien délimiter à cause de la ténuité des canaux et la minceur de leurs parois. Cependant grâce à de bonnes injections partielles, j'ai réussi à m'en rendre compte d'une manière à peu près certaine.

Les deux canaux latéraux arrivent en ondulant dans le voisinage de la ventouse orale, leur diamètre a beaucoup diminué. A un certain moment, ils marchent à la rencontre l'un de l'autre par un angle droit du sommet duquel se détache une branche assez visible. Puis, après un court trajet, ils s'infléchissent chacun vers la ligne médiane ventrale de l'animal et viennent se rencontrer immédiatement au-devant du premier ganglion de la chaîne nerveuse. La communication n'est pas directe, on ne voit pas qu'un canal se prolonge dans l'autre. Les canaux au moment où ils s'infléchissent sur la ligne médiane sont tellement fins qu'ils se confondent presque avec les nombreuses branches capillaires qu'ils émettent. La principale communication entre les latéraux se fait dans la région antérieure par ce reticulum. Du sommet des deux angles droits jusqu'au point de leur inflexion, les canaux détachent sur leur face interne plusieurs petits filets sanguins qui se rendent dans le bord supérieur de la ventouse orale dont ils entourent par leurs nombreuses ramifications tout le pourtour.

Tels sont les faits que j'ai pu observer plusieurs fois après de bonnes injections. Ils ne sont pas entièrement en concordance avec ceux relatés par Moquin Tandon dans sa monographie et reproduits dans l'atlas. D'après la figure, les canalicules se jetteraient directement l'un dans l'autre après avoir décrit chacun leur angle droit. Il n'est nullement question de l'inflexion vers la ligne médiane, inflexion que je regarde comme importante, car se rendant près du premier ganglion de la chaîne nerveuse, il est fort probable que c'est en ce point qu'il faut chercher une des communications entre les latéraux et le ventral. Il est hors de doute qu'il existe une relation entre ces trois canaux, car en poussant l'injection par un latéral, le ventral se trouve

injecté. Gratiolet dans son mémoire ne parle pas de la communication entre les deux latéraux de la partie antérieure.

Postérieurement, dans la ventouse anale, on remarque aussi une communication entre ces deux vaisseaux (Fig. 2 *vl*): elle diffère passablement de celle de la partie antérieure. L'observation en est plus facile, les canaux étant relativement d'assez grandes dimensions. Dans la base de la ventouse, les deux latéraux arrivent en se rapprochant graduellement l'un de l'autre et finissent par se toucher sur la ligne médiane. Ils envoient des ramifications allant se rendre chacune vers la périphérie du disque de la ventouse. Là, elles se ramifient en une quantité de fines branches qui se dirigent sur le plateau de l'organe et y constituent un réseau si riche et à mailles si fines et si serrées, que l'orsqu'une injection au chromate de plomb a bien pénétré, cette portion de la ventouse est devenue complètement jaune. Ces ramifications si ténues sont probablement en relation avec les capillaires émanant de la partie postérieure du dorsal. Telles sont les communications entre les latéraux aux deux extrémités de la sangsue.

Les latéraux donnent encore naissance à deux systèmes de canaux. Au sommet de chaque courbe sortante, naissent deux vaisseaux distincts et distants un peu l'un de l'autre. Immédiatement après leur point d'origine, ils convergent en ondulant irrégulièrement l'un vers l'autre. Ils n'arrivent pas à se rencontrer, car régulièrement un des deux s'éteint dans les flancs de l'animal. Autant que j'ai pu le remarquer, c'est l'antérieur qui se perd ainsi. Il a reçu de Gratiolet le nom de latéro-latéral. L'autre en revanche continue sa course et ne tarde pas à se bifurquer en deux parties, lesquelles vont en s'écartant toujours d'avantage se terminer presque en-dessus du dorsal (Fig. 3 *ld*). Ce canal a reçu de Dugès la dénomination de latéro-dorsal. Les branches latéro-dorsales du canal latéral de droite et celles de celui de gauche dessinent donc au-dessus du dorsal un losange. Chaque latéro-dorsal forme un Y dont le jambage plonge dans le latéral et dont les branches vont se rendre sur le dorsal. Ces deux dernières ramifications ne sont nullement en relation comme l'ont pensé certains auteurs avec le dorsal et n'ont aucune liaison avec les rameaux de vis-à-vis. Elles se terminent chacune brusquement en cul de sac presque en dessus du dorsal. Cette disposition se rencontre dans la moitié antérieure de l'animal jusqu'à la hauteur de l'intestin gastro-iléal.

Les latéro-dorsaux jouent, comme nous le verrons plus bas, un rôle dans la répartition du sang dans les vésicules excrétoires.

Il existe encore une communication entre les deux canaux latéraux. Elle se fait par de petites branches qu'ils émettent dans le voisinage des organes excréteurs (Fig. 4 *la*). Un peu au-dessous du sommet de chaque angle rentrant, le latéral envoie une petite branche qui ne tarde pas à se bifurquer en deux fins canaux, dont le cours sinueux peut se suivre avec assez de facilité. Ils s'écartent l'un de l'autre, et cheminent de telle sorte que ceux qui dérivent du latéral de droite vont rejoindre sur la ligne médiane ventrale leurs vis-à-vis, provenant du latéral de gauche. Ils déterminent un quadrilatère non pas ouvert comme l'est le losange des latéro-dorsaux, mais complètement clos. Une foule de ramuscules naissent de ces vaisseaux, ils rampent et se perdent dans la peau de la face ventrale. Dugès reconnut ces branches et les désigna sous le nom de latéro-abdominales.

Une particularité que j'ai observée maintes fois, n'a été relevée par aucun auteur. Elle se remarque lorsque les latéraux sont bien injectés. Dans le voisinage du point d'origine du latéro-abdominal, en avant de chaque latéro-dorsal (Fig. 3 *c*) il existe un étranglement assez prononcé dans le latéral. Ce rétrécissement doit avoir une influence sur la marche du sang. D'après ce qui précède, on voit que les latéraux sont en communication entre eux dans les parties antérieures et postérieures de la sangsue et, en outre, par les latéro-abdominaux. Au-dessus de l'intestin gastro-iléal, ils sont réunis par les latéro-dorsaux.

Vésicules excrétoires. Dans le voisinage immédiat de l'origine de la branche latéro-dorsale, se trouve l'organe excrétoire. On peut y distinguer deux parties: la glande et la vésicule proprement dite. La première est irriguée par plusieurs canalicules qui dérivent du latéro-dorsal. Ce rapport entre la glande et le vaisseau me paraît avoir été peu remarqué jusqu'ici; il n'est cependant pas sans importance, car par là nous avons communication, non immédiate il est vrai, entre les latéro-dorsaux et les latéro-abdominaux. En effet, ces derniers fournissent aussi du sang aux glandes. Nous avons vu que le latéro-abdominal naît de la face interne de chaque latéral au niveau des vésicules excrétoires. Peu après sa naissance, il se divise en deux branches (Fig. 5 *la*). A ce moment il détache des ramifications qui vont se rendre à la glande et à la poche excrétoire. La première reçoit deux canaux, se ramifiant à sa surface en un grand nombre de petites branches. Celles-ci se réunissent en plusieurs vaisseaux plus ou moins tortueux, allant se déverser dans les téguments. Le réservoir excréteur a ses canaux propres, ils proviennent en majeure

partie d'une des branches latéro-abdominales qui forment le quadrilatère. De cette branche se détachent trois ou quatre petits canaux, dont l'extrémité se répand à la surface de la poche. Là, ils forment un réticule, mais à mailles beaucoup moins serrées que celui qui couvre la glande. Les branches latéro-abdominales fournissent encore du sang aux testicules. Ce fait a été longtemps ignoré, et P. Gratiolet, dans son mémoire (44) insiste un peu sur ce point qui avait échappé aux minutieuses recherches de Brandt. Gratiolet fait naître ces vaisseaux au nombre de deux, des réseaux capillaires répandus sur la glande. A ce sujet, ma manière de voir est un peu différente. Pour bien observer ces relations, qui ne laissent pas que d'être un peu embrouillées, j'ai détaché soigneusement les organes excréteurs, les parties avoisinantes des vaisseaux latéraux, les testicules et une partie du vaisseau ventral dans un segment. Ayant porté le tout sur le porte-objets d'une loupe montée, j'ai pu examiner ces organes sur leurs deux faces. Voici le résultat de cette observation: Deux branches, *lc*, *lt*, se détachent du latéro-abdominal, se rendent dans le testicule, un de ces rameaux va, en décrivant une courbe dans la partie inférieure de l'organe et s'y résout en une quantité de petits canaux, entourant cette région de la glande mâle. L'autre canal, au contraire, se rend directement, en croisant le premier, dans la partie supérieure du testicule, et y forme une dilatation sanguine. Celle-ci, dans sa partie supérieure, est un peu bombée, inférieurement elle présente trois renflements, placés à la suite les uns des autres. Gratiolet a vu sortir de la boursouflure médiane un vaisseau qui monte verticalement pour aller se ramifier dans les réseaux respiratoires supérieurs, il lui a donné le nom de branche cardio-dorsale. Jamais je n'ai vu cette branche sortir du second renflement, mais toujours du troisième et dernier. Celui-ci, comme le montre la figure 5, se continue par deux canaux dont un est le cardio-dorsal de Gratiolet; l'autre, après avoir émis une courte branche, rejoint le ventral un peu en arrière du renflement ganglionnaire correspondant. Il peut prendre le nom de cardio-ventral.

Ventral. Le vaisseau ventral, déjà connu de Cuvier, n'a pas toujours été parfaitement délimité. Il fut confondu par Thomas avec le cordon nerveux. Il s'étend d'une extrémité à l'autre de l'animal, en suivant exactement la ligne médiane de la face ventrale. Il entoure la chaîne ganglionnaire à laquelle il sert d'enveloppe et présente au niveau de chaque ganglion un renflement en forme de losange duquel partent quelques ramifications. Les terminaisons antérieures et postérieures de ce vaisseau me paraissent ne pas avoir été suffisamment

établies. Gratiolet n'en fait pas mention dans son ouvrage et Moquin Tandon n'en dit que peu de mots. Au pied de la ventouse antérieure se trouve le premier ganglion nerveux, c'est là que se termine le vaisseau ventral (Fig. 6 *v v*) sous forme d'un léger renflement. Plusieurs fois j'ai pu distinguer que de ce renflement se détachaient deux petites branches excessivement ténues, allant se souder aux deux ramifications terminales du canal dorsal. N'ayant trouvé ce fait relaté par aucun auteur, je crois pouvoir affirmer que c'est là qu'il faut chercher une des communications entre le latéral et le dorsal.

Postérieurement le ventral se résout en un grand nombre de petits rameaux. Ils courent dans la ventouse anale à la surface de laquelle ils déterminent par de nombreuses ramifications un enchevêtrement de canalicules sanguins. De chaque renflement du vaisseau, part à droite et à gauche une petite branche qui remonte verticalement pour aller se déverser par quelques fins ramuscules dans le dorsal. Cette relation entre le ventral et le dorsal a été niée par plusieurs observateurs, parmi lesquels on remarque P. Gratiolet. Dugès dont les observations présentent un très grand degré de certitude et de finesse, l'avait parfaitement reconnue, et avait donné à la branche le nom de: abdomino-dorsale. J'ai cherché à constater cette communication, et, d'après la méthode d'opération suivante, je suis arrivé à la persuasion que réellement elle existait. Après avoir complètement injecté une sangsue par le latéral au moyen d'une masse de gélatine colorée, masse que j'avais eu soin de préparer de façon, qu'après le refroidissement, elle demeurât à demi liquide; je mis à nu le latéral, puis la branche abdomino-dorsale et enfin le dorsal, précisément à l'endroit où ce dernier est en communication avec les deux petites branches du canal abdomino-dorsal. Ensuite, à l'aide de fins ciseaux, je coupai ce canal dans le voisinage de son point de réunion avec le dorsal. Par une légère pression et, parfois sans pression aucune sur le dorsal, la gélatine à demi liquide renfermée dans ce dernier, s'échappait par la surface de section du vaisseau abdomino-dorsal. L'observation directe me montra donc qu'il y avait une communication réelle.

En second lieu on remarque, que si on opère une ligature de la sangsue avant chaque ventouse, l'injection par le latéral remplit les quatre vaisseaux longitudinaux. Or comment la masse pénètre-t-elle dans le dorsal, alors que les communications antérieures et postérieures ont été interrompues. Évidemment le liquide passe du latéral dans les branches latéro-abdominales, de là dans les dilatations monili-

formes des testicules, puis dans le ventral, d'où il remonte dans le dorsal par les branches abdomino-dorsales.

Dorsal. Le quatrième et dernier canal longitudinal de la sangsue est le dorsal. Il court d'une ventouse à l'autre, et est immédiatement accolé au tube digestif. Il décrit dans sa course de petites ondulations peu accentuées. Son diamètre est à peu près le même que celui du ventral.

Antérieurement, il se divise en deux branches qui vont se rendre dans le pourtour de la ventouse en donnant naissance à quelques ramifications (Fig. 6 *b*). A droite et à gauche du dorsal, à intervalles réguliers, naissent de petits vaisseaux qui, partant à angle droit du canal, vont se rendre dans la peau. Cependant, on en remarque quelques-uns qui vont, en outre, se mettre en relation avec les branches nées du latéro-dorsal, et d'autres qui se jettent dans les vaisseaux entourant l'organe excrétoire. Un des troncs dérivant du dorsal, croise la branche antérieure du quadrilatère, poursuit son chemin en se ramifiant de plus en plus et finit par se résoudre en un petit nombre de ramuscules aboutissant aux canalicules, émis d'une des branches latéro-dorsales à la surface de la glande excrétoire (Fig. 3 *d*).

Au niveau de l'intestin gastro-iléal, le vaisseau dorsal subit d'importantes modifications. Dans la moitié antérieure de l'animal nous avons vu que les branches, formant le quadrilatère dorsal, ne se réunissent pas entre elles. Au-dessus de l'intestin postérieur, les branches antérieures de droite et celles de gauche se continuent l'une dans l'autre, et décrivent ainsi cinq arcades, mettant directement en communication les deux latéraux. Ces arcs ont, en outre, la fonction de fournir le sang à la valvule spiraloïde de l'intestin gastro-iléal. Le vaisseau dorsal se continue en passant sous les arcades jusqu'à la ventouse anale, où il se termine dans le voisinage du dernier ganglion de la chaîne. Immédiatement au commencement de l'intestin gastro-iléal (Fig. 7 *vd*), il donne naissance à une petite branche qui contourne la moitié de l'orifice de cet intestin et va se répandre, en décrivant de nombreuses ondulations, sur les parois intestinales. Elle fournit de nombreux rameaux dont les uns vont rejoindre le dorsal et les autres alimenter la valvule spiraloïde. Celle-ci est parcourue par un réseau excessivement joli, conduisant ainsi dans cette partie du corps une quantité considérable de sang. De l'extrémité postérieure de l'intestin gastro-iléal naît un canal. Il provient des branches qui injectent la partie terminale de la valvule. Il court

parallèlement au canal dorsal, le long du rectum, et ces deux vaisseaux, autant que l'on en peut juger, car en cet endroit ils sont excessivement fins, vont se jeter dans le dernier renflement de la chaîne ganglionnaire. De la première arcade, formée par les deux latéro-dorsaux (Fig. 8 *ac*), naissent deux canaux, marchant de chaque côté de l'intestin gastro-iléal. P. Gratiolet proposa de leur donner le nom d'artères collatérales. Elles s'étendent jusqu'à la cinquième arcade dans laquelle elles se jettent. Elles sont en communication avec les trois arcades intermédiaires par un court canal (Fig. 9 *a*) et injectent, en outre, la valvule spiraloïde, par de nombreuses petites branches.

Tels sont les quatre grands systèmes de canaux qui longent le corps de la sangsue médicinale, et leurs relations respectives. Il reste encore à dire quelques mots au sujet des vaisseaux courts de Brandt et du réseau cutané superficiel.

Dans l'espace compris entre deux ganglions de la chaîne ventrale et de chaque côté de celle-ci, on voit sur une sangsue bien injectée, sortir un petit groupe de vaisseaux tortueux, enchevêtrés et excessivement fins. Ils ont leur origine dans la peau de la face ventrale où ils forment un réseau à mailles assez larges. Ils se réunissent en un canal, remontant en ligne droite vers la partie dorsale de la sangsue. Celui-ci se résout dans les téguments, pour y décrire une partie du réseau cutané superficiel dorsal. Ce sont les vaisseaux courts, découverts par Brandt.

Réseaux cutanés. La peau de l'*Hirudo medicinalis* est sillonnée d'un nombre infini de petits canaux excessivement fins et tellement enchevêtrés les uns avec les autres, formant un lacis tellement serré, que, lorque l'animal est injecté au chromate de plomb, son extérieur prend une teinte jaune.

E. Ray Lankester (70) après ses recherches sur les capillaires des téguments de la sangsue, est arrivé à confirmer l'opinion que la respiration de cet animal devait s'effectuer par la peau. Les ramuscules que celle-ci reçoit, proviennent des latéraux en partie et des vaisseaux courts de Brandt. Un fait remarquable s'observe lorsqu'on injecte le canal latéral droit, par exemple, les vaisseaux cutanés sanguins du côté droit de l'animal prendront seuls la couleur de la masse, celle-ci ne dépassera pas la ligne médiane dorsale pour descendre du côté gauche, il y a là une barrière (Fig. 10 *a*). Ce n'est que lorsque le liquide injecté passera dans le latéral gauche, que le réseau superficiel adjacent s'injectera.

Dans les champs latéraux, c'est-à-dire sur la ligne de couleur plus claire qui sépare le dos du ventre, les réseaux cutanés prennent un aspect tout différent. Ils traversent cette bande au nombre de deux dans chaque anneau (Fig. 10 *c*). Établissons maintenant la manière dont se présente ce réseau cutané chez l'Aulastome. On n'en saisira que mieux la différence de ce système chez ces deux sangsues. Le système cutané sanguin de l'Aulastome (Fig. 11) est diffus sur les faces latérale et dorale. La face ventrale paraît en être dépourvu. Cette différence engagerait encore d'avantage à considérer ces vaisseaux cutanés comme siége de la respiration; idée déjà émise par DE BLAINVILLE et BRANDT. La sangsue nage beaucoup plus souvent que l'Aulastome, par conséquent toutes les faces de son corps sont entourées d'eau et en contact avec l'air dissout; le réseau, comme nous l'avons vu, est très développé même sur la face ventrale; tandis que chez l'Aulastome qui nage rarement, mais qui rampe ou se tient immobile, la face ventrale contre terre, il arrive que celle-ci n'étant pas ou fort peu en contact avec l'eau, est dépourvue de réseaux cutanés superficiels.

Aulastoma.

(Planche 20 Fig. 11—15.)

Cette Hirudinée est très commune, elle habite dans les endroits marécageux, et vit la plupart du temps enfoncée dans la vase à une certaine profondeur. Lorsqu'elle ne nage pas ou qu'elle n'est pas à la surface du sol, sa présence se trahit par de nombreux trous, orifices de petites galeries au fond desquelles ces sangsues habitent. En été, elles ne s'enfoncent jamais bien profondément et souvent à partir de dix heures du matin lorsque le soleil a réchauffé l'eau des mares au bord desquelles elles vivent, on les voit sortir en grand nombre pour ne rentrer que le soir dans leurs demeures. En hiver, en général, l'eau des mares a en partie disparu, de sorte que l'on peut voir facilement l'entrée de leurs galeries. Si l'on enlève soigneusement la terre de façon à suivre la galerie sans que celle-ci s'obstrue, on arrive bientôt à un espace élargi, une sorte de chambre dans laquelle sont logées quelques fois jusqu'à douze Aulastomes. Elles sont engourdies, enlacées les unes autour des autres et passent ainsi l'hiver dans cet état léthargique. J'ai observé que jamais la galerie menant de l'extérieur à la chambre n'était bouchée, l'air y avait toujours libre accès. En second lieu ces chambres sont plus ou moins profondes

suivant la température de l'atmosphère; puis elles sont placées dans un terrain qui reste humide, durant toute la froide saison.

Dans un marais près de la Belotte, aux environs de Genève, j'ai rencontré une Anodonte de laquelle sortaient dix à douze Aulastomes par l'entrebaillement des valves. Ces sangsues étaient en train de dévorer l'animal dont il ne restait plus que le pied. Souvent j'ai vu ces animaux manger les parties molles de petits poissons morts. Dans un même bocal, je mis quelques *Nephelis* avec une Aulastome, celle-ci se montra très friande de ses compagnes et leur fit une chasse acharnée, malheureusement une se laissa prendre, immédiatement elle fut saisie par l'extrémité antérieure et avalée avec une telle rapidité, qu'en ouvrant l'Aulastome, je retrouvai la *Nephelis* encore vivante et pus la remettre en liberté.

Une curieuse particularité des Aulastomes que je ne trouve mentionnée nulle part, s'observe lorsqu'après avoir sorti un de ces animaux de l'eau, on le tient dans la main jusqu'à ce que l'eau de la surface de son corps se soit évaporée. Il se dégage alors de l'animal une odeur, comparable à celle du musc, sécrétée probablement par des glandes cutanées.

Dans l'emplacement occupé par le lac d'Agnano d'autrefois, près de la célèbre grotte du Chien, j'ai trouvé dans de petits cours d'eau quelques Aulastomes. Assurément je ne m'attendais pas à en rencontrer dans ces eaux chaudes et en partie sulfureuses.

Du système circulatoire de la sangsue médicinale nous devons rapprocher celui de l'Aulastome. On reconnaît la présence de quatre grands canaux longitudinaux présentant la même disposition que chez la précédente. Je me bornerai à décrire les points où les deux systèmes circulatoires diffèrent l'un de l'autre, car décrire en détail ce système chez l'Aulastome, serait pour ainsi dire, refaire la description des canaux sanguins de la sangsue médicinale. Donc l'Aulastome a la même disposition du système sanguin que l'*Hirudo medicinalis*. sauf les points traités plus bas.

P. Gratiolet dans son mémoire, s'attache surtout à la sangsue médicinale bien que le titre de l'ouvrage porte: «Sur l'organisation du système vasculaire de la sangsue médicinale et l'Aulastome vorace.» L'auteur a-t-il trouvé toutes les parties identiques chez ces deux espèces; il ne le dit pas. Quoiqu'il en soit, il existe des différences, peu considérables il est vrai; et qui se laissent aperçevoir facilement sur des Aulastomes injectées.

Tandis que chez l'*Hirudo medicinalis*, les deux latéraux se rejoignent dans la ventouse antérieure en décrivant chacun une courbe. chez l'Aulastome (Fig. 12 *vl*) ces canaux communiquent pour ainsi dire directement entre eux. Arrivés dans le voisinage du premier ganglion de la chaîne, ils décrivent chacun un angle droit, puis se rejoignent sur la ligne médiane en émettant quelques petits rameaux qui vont en se subdivisant fournir le sang à la ventouse.

Dans la partie postérieure de l'animal, (Fig. 13 *vl*) les deux latéraux vont à la rencontre l'un de l'autre en diminuant insensiblement de diamètre. Ils ne communiquent pas directement, mais par de nombreux capillaires. Du côté interne, ils détachent des rameaux qui rampent sur la face ventrale de la peau.

Quant à l'injection cutanée superficielle, nous remarquons aussi des différences avec ce que nous connaissons chez l'*Hirudo medicinalis*, elles ont été mentionnées précédemment.

L'intestin gastro-iléal contient aussi une valvule spiraloïde, richement vascularisée (Fig. 14); à cette partie du tube digestif fait suite un espace plus large analogue au rectum des Pontobdelles. Celui-ci ne contient plus de valvule. Sur ses parois, courent de nombreux petits canaux qui en s'entrecroisant en tous sens forment un filet à mailles assez serrées.

L'extrémité antérieure du dorsal se comporte à peu près de la même manière que chez la sangsue médicinale. Ce canal se divise en deux ramifications allant se résoudre dans la ventouse orale. Seulement chez la sangsue médicinale ces deux branches sont beaucoup plus parallèles l'une à l'autre que chez l'Aulastome où elles s'écartent sous un angle très grand.

Les canaux qui offrent le plus de différence avec ceux de la sangsue sont les latéro-dorsaux (Fig. 15 *cld*). Ils naissent du bord interne des latéraux au nombre de deux de chaque côté des angles sortants. Ils ne convergent pas autant l'un vers l'autre, comme chez la sangsue, leur marche est plutôt parallèle. Après un court trajet, ils sont reliés par une branche transversale (Fig. 15 *c*), puis a lieu la formation du quadrilatère. Nous ne voyons pas ici de latéro-latéral. Tandis que chez l'*Hirudo* les branches d'un demi quadrilatère ne se continuent pas dans celles de l'autre, nous voyons au contraire chez l'Aulastome la continuation directe. Une autre particularité du système circulatoire de cette dernière, consiste dans la présence d'un petit canal reliant les quadrilatères entre eux. Il s'étend sur la ligne dorsale, part de chaque branche postérieure d'un quadrilatère pour aboutir à la

branche antérieure du quadrilatère suivant. Comme il n'est mentionné par aucun auteur, il n'a pas reçu de nom. Vers la partie postérieure de l'animal cette branche intermédiaire est supprimée, et les quadrilatères sanguins s'unissent directement entre eux.

Nous remarquons encore un point où la disposition des vaisseaux sanguins de l'Aulastome ne coïncide pas exactement avec celle de la sangsue médicinale. C'est dans la longueur des artères collatérales. Elles tirent leur origine de chaque côté du sommet de la petite courbe que forme le latéro-dorsal (Fig. 15 *ac*). Immédiatement après leur naissance, chacune d'elle se bifurque en deux branches dont une, la plus petite, se perd en ramifications dans la partie supérieure de l'intestin gastro-iléal. L'autre branche constitue l'artère collatérale très courte chez cette espèce. Il peut se présenter quelques petites variations dans cette disposition en ce sens que quelques fois il vient s'ajouter un petit canal partant d'une arcade pour rejoindre l'artère collatérale.

Il m'est arrivé deux fois dans le courant des injections d'Aulastomes d'observer que la masse avait pénétré dans l'intérieur de l'intestin gastro-iléal, fait mentionné pour la *Clepsine* et la *Pontobdella*.

Nephelis.

(Planche 20 Fig. 16—20.)

Un assez grand nombre d'auteurs se sont occupés de la description de la *Nephelis* d'une manière plus ou moins étendue. Le mémoire le plus détaillé que nous possédions est celui de Bidder (**53**). Les données relatives au système circulatoire chez la *Nephelis* ne sont pas toutes d'accord. Un des premiers observateurs Johnson constatait chez cette Hirudinée quatre canaux principaux, il voyait un canal dorsal qui n'a plus guère été décrit depuis. Peu de temps après lui, Kuntzmann relatait trois vaisseaux et une série de corps ronds remplis de sang: ce sont les ampoules. Dans sa monographie Moquin-Tandon (**21**) par la phrase suivante: «Le système circulatoire ou vasculaire des Hirudinées se compose principalement de quatre troncs longitudinaux qui vont d'une ventouse à l'autre», fait revivre l'ancienne idée de Johnson. J. Müller (**12**) paraît avoir observé la communication entre les deux latéraux par de fins canaux longeant la face dorsale. Dugès (**11**) admettait que les ampoules des *Nephelis* étaient des vésicules excrétoires comme celles que l'on rencontre chez la

sangsue médicinale, et qu'elles se remplissaient de sang par les latéraux. Rodolphe Wagner paraît avoir été un des auteurs qui ont le mieux observé le système circulatoire de la *Nephelis*. Cependant il n'a pu remarquer les communications entre les latéraux aux extrémités antérieure et postérieure. Leydig a encore donné sur le système circulatoire et respiratoire de la *Nephelis* des renseignements importants sur les ampoules sanguines et l'organe qu'elles contiennent. Gratiolet (**44**) raconte dans son mémoire qu'il s'était longtemps flatté à l'aide de son microscope de découvrir la loi qui régit les mouvements du sang dans la *Nephelis* octoculée. Mais après bien des journées d'observation vaine et voyant que: «l'énigme résisterait à mes efforts» il abandonna cette étude sur la *Nephelis* pour la commencer sur des Hirudinées de plus grande taille. Nous arrivons maintenant à un auteur qui a fait de la *Nephelis* une étude spéciale au point de vue de la circulation. Après bien des recherches, il est arrivé à donner de ce système une description exacte et détaillée, sans que toutefois, comme dit l'auteur Bidder, toutes les obscurités dans ce domaine soient éclaircies. Un des points que Bidder recommande à un examen nouveau est celui de la communication des vaisseaux longitudinaux aux extrémités antérieure et postérieure. A l'aide d'injections je crois être arrivé à des données à peu près certaines à ce sujet.

La *Nephelis* se prête facilement à l'observation directe des gros vaisseaux. Du premier coup d'œil on remarque trois canaux, deux latéraux et un ventral. Il n'y a point de vaisseau dorsal, du moins, je n'en ai jamais pu mettre en évidence.

Latéraux. Les deux vaisseaux latéraux sont situés de chaque côté du corps et courent parallèlement au grand axe de l'animal. Ils sont les deux de même dimension et se réunissent aux deux extrémités par des anastomoses. Lorsque la *Nephelis* est immobile et étendue, les latéraux sont à peu près droits et présentent leur plus grand diamètre environ à la moitié de leur longueur, ils vont, en diminuant insensiblement de volume, jusqu'aux extrémités antérieure et postérieure de l'animal. Lorsqu'il y a contraction du corps, les deux vaisseaux se plissent et forment une quantité de petites anses assez régulières et facilement visibles.

Dans la ventouse antérieure les deux latéraux entrent en communication par de nombreuses anastomoses (Fig. 16). On voit ces canaux devenir de plus en plus minces et envoyer une grande quantité de petits filaments sanguins cheminant dans toutes les directions.

Ceux-ci dessinent un riche réseau à mailles très serrées. On ne peut pas dire que les deux canaux latéraux communiquent directement entre eux dans la ventouse postérieure, mais qu'ils sont en relation par un système de capillaires très fins. Quelques branches sanguines se rendent aux taches pigmentaires, considérées comme les yeux.

Au niveau du premier ganglion nerveux, les latéraux sont déjà nettement distincts et deviennent de plus en plus gros. Ils détachent sur les côtés externes de fines ramifications qui vont se perdre dans la peau pour y constituer en partie un riche reticulum dont nous parlerons plus tard. Dans la ventouse postérieure, les relations entre les deux latéraux sont très visibles, et s'établissent au moyen de branches très fines (Fig. 17). La communication est plus directe que dans la partie antérieure, en ce sens, qu'on peut suivre le canal sanguin de droite, par exemple, sur tout son trajet dans le bord de la ventouse, il ne devient pas excessivement petit au point de se confondre avec les branches capillaires. Au contraire, il s'avance en conservant un diamètre relativement grand, parcourt en ondulant tout le pourtour de la ventouse, et va se réunir au latéral de gauche. Sur son trajet il donne naissance à de nombreux petits vaisseaux qui l'accompagnent.

Les deux vaisseaux latéraux sont en liaison avec le canal ventral par trois points principaux qui sont: la ventouse antérieure, les ampoules, et la ventouse postérieure.

Avant d'examiner chacun de ces points en particulier, il reste à décrire le troisième et dernier grand canal sanguin de la *Nephelis*: le vaisseau ventral. Le nom de ventral, donné à ce canal, n'a pas été employé par tous les observateurs.

Lorsqu'on examine une *Nephelis* vivante et bien portante, on aperçoit facilement sur la face ventrale un canal, présentant de distance en distance, à espaces réguliers, des renflements d'où partent des petites branches sanguines (Fig. 18). C'est le vaisseau ventral. Il est situé immédiatement sous la peau et entoure la chaîne nerveuse et les ganglions. Ce vaisseau présente partout la même dimension et ne paraît pas s'amincir aux deux extrémités.

D'après Leydig, le ventral aurait une largeur plus grande que les latéraux, ce qui est assez difficile à admettre, car chaque fois que j'ai examiné comparativement ces vaisseaux, soit, dans leur état normal, soit, remplis par la masse à injection, j'ai toujours trouvé que les latéraux surpassaient en diamètre le ventral. Dans tous les cas, ce dernier, contenant dans son intérieur le système nerveux, charrie moins de sang que chacun des latéraux, pris isolément. Le vaisseau

ventral est, comme il a été fait mention plus haut, en relation avec les latéraux, par trois points principaux. Ce canal ne se renfle pas au premier ganglion, plus qu'aux autres, mais se résout en avant de cet organe, en une quantité de petits canaux extrêmement ténus et rapprochés les uns des autres (Fig. 16). Ils constituent un enchevêtrement de capillaires, dont les extrémités vont se mettre en relation directe avec celles des capillaires émanant des latéraux dans cette partie de leur trajet. Tous ces petits canalicules, rendus visibles surtout par l'injection, ressemblent à première vue et superficiellement à une masse compacte remplie de liquide. Mais l'examen plus attentif, sous un grossissement même faible du microscope, montre que ce qui se présente à l'œil nu sous la forme d'une masse tout d'une venue, peut se décomposer en une quantité de petites branches excessivement fines et sinueuses.

Le vaisseau ventral se termine d'une tout autre manière dans la ventouse postérieure (Fig. 17). Au dernier ganglion, ce canal se gonfle et forme une espèce de cône, dont le sommet se trouve au centre de la ventouse. De ce sommet partent quelques canaux, au nombre de cinq ou six, pour se rendre dans le pourtour du disque et se joindre aux ramifications des latéraux. Si l'on regarde le plateau d'une ventouse de *Nephelis* dont les canaux ont été bien injectés, on remarque au centre un point coloré en jaune (si l'injection a été faite au chromate de plomb) et sur le pourtour un anneau sinueux. Du centre, partent à égale distance des canaux qui s'étendent comme les rayons d'une roue et vont se déverser dans le canal marginal. Telle est la communication entre les latéraux et le ventral dans la partie postérieure de l'animal. La circulation du sang dans ces communications antérieures et postérieures doit se faire assez lentement, vu la petitesse des canaux. Il n'en est pas de même pour celle qui a lieu à travers les ampoules, car ici nous avons des canaux de plus fortes dimensions.

J'ai dit plus haut que les deux vaisseaux latéraux n'étaient pas parfaitement droits. En effet, ils présentent à espaces très réguliers de petites anses dont la convexité est tournée du côté de l'axe longitudinal de la *Nephelis*. Vis-à-vis de chacune de ces anses, un peu en arrière de chaque ganglion nerveux, entre le vaisseau ventral et les latéraux, mais plus près de ceux-ci, se trouvent deux ampoules ou vésicules sanguines très visibles à l'œil nu (Fig. 18 *v*). J'ai trouvé que le nombre le plus fréquent de ces vésicules est de vingt-un de chaque côté: elles sont reparties sur dix paires. Vers l'extrémité antérieure de l'animal d'un côté, au lieu d'avoir deux vésicules il n'y en a qu'une. Le nombre

de ces ampoules n'offre aucune fixité, mais il varie suivant les individus, de telle sorte que Leydig et Siebold rapportent n'en avoir trouvé que dix-sept. Elles commencent au niveau du septième ou huitième segment et s'étendent presque jusqu'à la ventouse postérieure.

Voyons maintenant quelles sont les relations entre ces vésicules et les troncs sanguins déjà mentionnés.

Bidder dans son travail ne donne pas des données très certaines au sujet de ces relations, parce que, dit-il: « Il est difficile de constater ce point (la relation) puisque c'est justement cette partie du corps, dans laquelle se trouvent les vésicules sanguines, qu'est fortement pourvue de substance colorante, ce qui trouble naturellement la clarté de l'image à un degré considérable et l'examen est alors rendu très difficile. » D'après ces quelques lignes il ne paraît pas que l'auteur ait employé les injections. Elles m'ont été ici d'un puissant secours, et grâce à elles, j'ai pu me rendre assez exactement compte de la marche des vaisseaux dans cette partie du corps. Lorsqu'une *Nephelis* a été complètement injectée, pour étudier ces vésicules sanguines et les canaux avoisinants, on fera bien de placer l'animal entre deux lames de verre, puis d'exercer pendant quelques instants une faible pression sur la lame supérieure. Il va de soi que l'injection aura été faite avec de la gélatine colorée et que l'animal aura été complètement refroidi après l'opération. Lorsque la *Nephelis* sera un peu applatie, on fera glisser entre les deux lames de la glycérine étendue d'eau et additionnée de deux gouttes de soude caustique. Au bout de quelques jours, l'animal sera devenu transparent et les vaisseaux injectés se détacheront nettement sur un fond noir et vus à la lumière directe. Pour un animal préparé de cette manière, voici ce que l'on peut observer: De chaque petite inflexion interne des vaisseaux latéraux (Fig. 18) part un petit canal très court, se dirigeant vers les deux vésicules sanguines situées vis-à-vis. Ce canal ne tarde pas à se diviser en deux branches dont chacune pénètre dans une vésicule; de celle-ci part un rameau qui va se rejoindre à celui sorti de l'ampoule voisine; en se soudant, ils forment un canal assez gros, allant se rendre au vaisseau ventral, à l'endroit où celui-ci entoure un renflement ganglionnaire. En outre, du renflement ventral part un rameau d'assez grande dimension qui va se rendre directement dans le latéral. Avant de s'y jeter, il se ramifie en une quantité de petites branches (Fig. 18 *b*) qui s'anastomosent entre elles.

Il arrive assez souvent que la disposition qui vient d'être décrite se trouve un peu dérangée, par l'addition d'autres canaux ou par le

fait qu'un vaisseau émanant d'un renflement du ventral au lieu d'aller aboutir à sa vésicule respective se déverse dans la paire suivante. Ses deux branches sortant de chaque demi-renflement ganglionnaire sont unies entre elles par de nombreux vaisseaux dont un paraît avoir une présence assez constante. C'est celui qui joint les deux canaux sortant de deux renflements ganglionnaires successifs (Fig. 18 *c*). Ce petit vaisseau court parallèlement au ventral, de sorte que quelque fois on croirait que le ventral est accompagné de chaque côté par un petit canal longitudinal, fait qui n'existe pas en réalité, puisqu'il n'y a pas grande continuité entre ces deux petits canaux.

Telles sont les trois relations principales entre les trois canaux longitudinaux. Ce sont les plus larges et les plus faciles à constater. Il existe encore un autre endroit par où il y a une communication. C'est immédiament sous la peau de l'animal dans le parenchyme même du corps.

Si lorsqu'on a injecté une *Nephelis* on enlève soigneusement la peau, on observera que de la face interne de chaque canal latéral partent à des intervalles assez réguliers des canaux qui généralement au nombre de deux divergent immédiatement après leur point de sortie (Fig. 19). La plus grande distance qui les sépare se trouve sur le milieu du dos de l'animal. Ils rejoignent sur la ligne médiane dorsale leurs vis-à-vis, le tout ressemble un peu au quadrilatère sanguin que forment les latéro-dorsaux sur la face dorsale de l'intestin de la sangsue médicinale et de l'*Aulastoma*.

Il me reste maintenant encore à parler de nombreuses petites ramifications sanguines qui dessinent lorqu'elles sont injectées un magnifique et très riche réseau sur la peau de la *Nephelis*.

Lorsqu'on laisse un animal de grande taille deux jours dans l'eau après l'avoir tué par le chloroforme et qu'on l'injecte par le latéral avec une masse jaune, on observera si l'injection a bien réussi que les téguments prennent une coloration jaune. Cela est dû à ce que la peau est parourue par une quantité incroyable de petits canaux d'une extrême ténuité, canaux arrivant près de la surface de la peau pour amener au contact de l'eau le sang à oxygéner (Fig. 20). Ces branches prennent naissance des latéraux. On voit partir de chacun de ceux-ci à peu près au niveau de chaque anneau un fin canal qui en se ramifiant toujours d'avantage va mener le sang dans la peau de l'animal. Ce n'est pas la seule source d'où naissent les vaisseaux de ce reticulum, ils tirent encore leur origine des branches qui partent d'un latéral lesquelles vont se rendre dans le parenchyme dorsal de l'animal.

Pontobdella verrucosa.

(Planche 20 Fig. 21—27 et 96.)

Ce genre se prête assez facilement à l'étude du système circulatoire, plus facilement qu'on ne le croirait au premier abord en voyant la peau coriace et verruqueuse de ces animaux. L'injection est passablement facilitée si l'on attend que l'animal ait perdu sa rigidité cadavérique, ce qui arrive un ou deux jours après la mort. Les Pontobdelles, que j'ai eu l'occasion d'examiner, venaient de Cette et pouvaient atteindre après leur mort une longueur de 18 à 20 centimètres. Si avant l'injection on examine l'animal, on pourra aisément reconnaître le trajet des gros canaux. Ils se trahissent à la surface de la peau par leur couleur. Les vaisseaux les plus apparents extérieurement sont les deux latéraux, car ils sont situés immédiatement sous la couche épidermique tandis que les deux autres sont situés sous les téguments.

Le meilleur procédé pour faire mourir les Pontobdelles en vue de l'injection, est de les plonger dans l'eau douce. Elles meurent en conservant leur souplesse, qui augmente même pendant un ou deux jours, et elles se prêtent bien à l'injection. Comme l'extérieur de l'animal est d'un blanc grisâtre, on emploie avec égal succès la masse gélatineuse au chromate de plomb ou au bleu de Prusse.

Les grands vaisseaux sont au nombre de quatre dont deux latéraux, un dorsal, un ventral. Les trois premiers sont sensiblement de même dimension, le dernier est le plus petit. Ils longent tous le corps en s'amincissant aux deux extrémités.

Une particularité assez curieuse peut s'observer lorsqu'on sort une *Pontobdella verrucosa* hors de l'eau de mer. On voit les aspérités de son corps s'atténuer de plus en plus jusqu'à leur complète disparition. A leur place on aperçoit des taches ovales, ce qui fait ressembler passablement cet espèce à l'*areolata*. Le mouvement de disparition des verrucosités commence dans le voisinage de la ventouse orale et s'étend progressivement jusqu'à la ventouse anale. Si on touche l'animal dans cet état, on voit immédiatement apparaître quelques-unes des rugosités. Remise dans l'eau de mer, la Pontobdelle redéveloppe ses aspérités. Ce phénomène semble parler en faveur de l'opinion qui considère ces aspérités comme des organes de la respiration. Elles servent à augmenter la surface du corps et à mettre le sang en contact avec une plus grande quantité d'eau. Lorsque l'animal se trouve dans un milieu défavorable pour sa respiration, il contracte ses appendices afin que son corps offre le moins de surface au nouveau milieu.

Le genre *Pontobdella* de Leach comprend plusieurs espèces dont deux habitent les mers d'Europe: elles ont le corps couvert de verrues. Moquin-Tandon dans sa monographie les mentionne sous les noms de *muricata* et de *verrucata*. La première présenterait de anneaux inégaux, séparés de trois en trois par un plus petit, portant des verrues plus courtes. La seconde, au contraire, a les anneaux séparés de trois en trois par un plus grand, portant des verrues plus grosses. Vaillant, relevant cette caractéristique, note que c'est tous les quatre anneaux que cette disposition a lieu; en d'autres termes que les anneaux sont quaternés et non ternés. Puis il ajoute: « Au reste il n'existe pas jusqu'ici de figures réellement satisfaisantes de ces animaux, point très regrettable de leur histoire. »

La principale différence entre ces deux espèces git donc dans les anneaux. La figure de l'Atlas du Règne Animal représente les anneaux tous de la même dimension et les verrues toutes de la même grosseur.

Ces données incertaines à l'égard de ces sangsues m'ont engagé à faire un dessin aussi exact que possible, de la Pontobdelle que j'avais entre les mains. Je l'ai examinée vivante, puis quelques instants après la mort. Le dessin représente la *Pontobdella verrucosa* une heure après la mort. Elle est un tiers plus grande qu'à l'état vivant (Fig. 96). Ce qui frappe d'abord en elle, c'est l'inégalité des anneaux et des verrucosités, puis l'absence de ces dernières sur les lignes médianes longitudinales, dorsale et ventrale. Immédiatement en arrière de la ventouse orale on a un petit anneau, portant de très petites verrues. Puis vient un anneau à grosses verrucosités, et deux petits anneaux suivis d'un grand. Il y a trois segments pareils jusqu'au clitellum. Celui-ci est remarquable par la petitesse de ses verrues, il y en a quatre rangées. En arrière vient un grand anneau et deux petits, cette disposition se répète cinq fois. Cela correspond tout à fait à la description de Moquin-Tandon, les anneaux sont ternés. Puis viennent cinq segments quaternés, ce qui a probablement fait dire à Vaillant que l'animal était quaterné et non terné. Les deux auteurs ont chacun raison, la sangsue est ternée en avant du cinquième segment et quaternée en arrière. Voici la disposition des anneaux et des verrues dans un segment quaterné. Nous avons un anneau de grande dimension suivi d'un de grandeur moyenne, ensuite un très petit, plus large sur le dos que sur le ventre de l'animal, puis de nouveau un moyen et un grand. Dans celui-ci nous avons 8 verrues dont une de chaque côté de la ligne médiane dorsale, mais à quelque distance de celle-ci, l'anneau moyen présente 12 verrues dont les deux

de chaque côté de la ligne médiane sont déjà plus rapprochées de celle-ci, enfin dans le petit anneau les deux verrues sont tout près de cette ligne. Si nous menons une ligne, depuis la rugosité voisine de la ligne médiane dans le grand anneau, en la faisant passer par les verrues homologues des trois autres anneaux, nous aurons une figure analogue à celle d'une coupe bi-concave.

Cette disposition se trouve dans les cinq anneaux mentionnés, puis nous en avons six à peu près d'égale grandeur, portant des proéminences d'égale grosseur. Il est à remarquer que dans le dernier anneau se trouve une verrue, placée sur la ligne médiane dorsale. En dessous de celle-ci se trouve l'anus, puis un dernier anneau avec une dernière rangée de verrues. Nous devons à Vaillant une description assez détaillée du système circulatoire de la *Pontobdella verrucosa*. Son ouvrage (79) contient des données se rattachant plus ou moins aux observations que j'ai faites sur ces sangsues. Ces divergences résultent peut-être du mode de tuer l'animal ou de l'emploi différent des masses à injection. Dans le courant de la description j'aurai soin de relever les idées en opposition avec les miennes et de noter en quoi elles diffèrent les unes des autres.

Bourne (80) a fait une étude du système circulatoire du genre *Pontobdella*. Au sujet de la description de Vaillant nous remarquons la phrase suivante: l'auteur « a vu et décrit » comme vaisseaux, le sinus dorsal, le sinus ventral et les vaisseaux latéraux, mais il ne semble pas avoir vu les vaisseaux dorsal et ventral, ni les traces des sinus latéraux qui existent. Bourne donne ensuite une description des sinus dorsal et ventral. Il y aurait un sinus dorsal, emprisonnant le vaisseau dorsal dans la plus grande partie de sa longueur, la même disposition s'appliquerait au vaisseau ventral.

Les grands vaisseaux sont au nombre de quatre. Ils courent parallèlement au grand axe du corps. Les deux plus volumineux sont les latéraux. Ils se laissent aperçevoir à travers les tissus de l'enveloppe cutanée, étant immédiatement situés au-dessous ou même en partie dans l'intérieur de celle-ci. Une injection pourra très bien se faire sans ouvrir préalablement l'animal, après avoir mis celui-ci pendant un ou deux jours dans l'eau douce. Les verrues dont l'animal est couvert, se ramollissent considérablement dans ce nouveau milieu, diminuent de grosseur, et une fois que la sangsue est complètement molle, les latéraux se laissent plus facilement apercevoir. On introduit alors l'extrémité d'une canule dans le vaisseau et l'injection est poussée avec beaucoup de facilité.

Les deux grands autres troncs sont: le dorsal qui court sur la ligne médiane du dos et le ventral enveloppant la chaîne nerveuse.

Commençons par l'étude des latéraux. Les vaisseaux latéraux prennent leur origine dans le voisinage de la ventouse orale. On ne sait pas encore au juste comment ils se comportent dans cette région. En effet, ils sont dans cet endroit si fins qu'on n'a pas encore pu les voir pénétrer dans la ventouse. D'après Vaillant (79) ils ne commencent pas avant le second zoonite périclitellin où le latéral de droite s'unirait à celui de gauche par de fines anastomoses. Je n'ai pas pu constater leur existence dans la ventouse antérieure. Leur diamètre s'accroit rapidement et au niveau de la ceinture ils sont parfaitement reconnaissables. Les auteurs les figurent ondulant légèrement et assez régulièrement sur les flancs de l'animal comme chez l'*Hirudo medicinalis*. Je n'ai jamais observé ce genre d'ondulations, mais une ondulation pour ainsi dire à angle droit de celle décrite par les auteurs. Le canal d'après ces derniers ondulerait en ce sens qu'une courbe qui aurait sa convexité du côté latéral de la sangsue, alternerait avec une autre à surface convexe, tournée du côté d'une ligne médiane idéale, passant par l'axe longitudinal de l'animal. Les latéraux présentent réellement des ondulations, mais elles sont dans le plan sagittal.

C'est au sujet des vaisseaux latéraux que mes observations diffèrent le plus de celles de Vaillant. Cet auteur figure ces canaux commençant avec un petit diamètre, allant en augmentant insensiblement jusqu'à la ventouse anale. Vainement j'ai cherché cette disposition qui semble être la plus normale, comparée à celle que l'on rencontre chez les sangsues d'eau douce. Les observations m'ont toujours montré que ces canaux présentent à des espaces très réguliers des rétrécissements considérables (Fig. 21 *vl*) ce qui fait que si l'on examine un latéral injecté à la gélatine colorée par le bleu de Berlin, il apparaît sous forme d'une suite de renflements. Ils ont donc cet aspect moniliforme que l'on rencontre dans le canal dorsal du ver de terre fraîchement tué. Le milieu des renflements fait saillie vers la surface dorsale du corps tandis que ses deux extrémités se recourbent un peu du côté ventral de la peau, et là, par une petite branche en forme de V, les deux renflements se mettent en communication. Le sommet de ces angles de communication s'enfonce dans la couche cutanée latéro-ventrale et ne peut s'aperçevoir qu'en fendant verticalement cette dernière. Ces ampoules ou dilatations des latéraux sont très régulières et sont en nombre égal dans chaque somite. Chaque

latéral en compte trois dans l'espace compris entre deux ganglions de la chaîne ventrale.

Un troisième point qui m'écarte beaucoup de la description de Vaillant au sujet des latéraux est relatif aux branches qu'ils émettent dans chaque somite. L'auteur dit: « Ils (les latéraux) ne donnent ni ne reçoivent de ramifications appréciables si ce n'est vers le premier zoonite postclitellin. » Nous verrons dans la suite que chaque latéral donne dans l'espace compris entre deux ganglions de la chaîne nerveuse et dans la région des testicules naissance à un grand canal qui se divise en quatre, dont un rameau est d'assez grande importance puisqu'il met en communication les latéraux avec le dorsal.

Les deux vaisseaux latéraux s'avancent jusque dans le pied de la ventouse postérieure où, d'après l'auteur précité, ils s'anastomosent avec les ramifications terminales des vaisseaux dorsal et ventral. Une figure représente ce point de réunion, d'après le dessin on voit nettement les deux latéraux se joindre au ventral et former même à leur extrémité un léger renflement. Je n'ai pu retrouver cette disposition chez mes exemplaires. Il m'a toujours paru que les deux latéraux, une fois arrivés dans le voisinage du pied de la ventouse anale, en avant de la terminaison de la chaîne nerveuse, s'unissent ensemble par une commissure (Fig. 22 *f*) de sorte que l'on peut dire qu'ils se continuent directement l'un dans l'autre. A l'angle droit de cette branche de réunion les deux vaisseaux détachent ou plutôt se continuent chacun en un canal très fin qui court dans la ventouse où il va dessiner un élégant reticulum sanguin. En effet, en observant une *Pontobdella* parfaitement injectée, on aperçoit le plateau ou mieux la coupe de la ventouse postérieure entièrement coloré, à l'exception d'un anneau périphérique qui a gardé sa couleur naturelle. Les canalicules sanguins déterminant ce reticulum sont d'une extrême finesse (Fig. 23) et s'entrecroisent dans tous les sens. L'anneau périphérique de la ventouse n'est cependant pas exsangue, nous y remarquons tout à fait à l'extérieur un anneau marginal mis en communication avec le lacis vasculaire par quelques petites branches.

Dorsal. D'après Vaillant le dorsal prendrait naissance du sinus ventral de la région antérieure de l'animal. Je n'ai jamais pu constater l'extrémité antérieure du dorsal. Ce canal est accolé à l'intestin, et s'étend en ondulant jusqu'à l'intestin gastro-iléal. Son diamètre est de plus faible dimension comparé à celui des latéraux. Sur son parcours il reçoit au niveau de chaque testicule trois branches dont une dérivant du ventral. Nous reviendrons sur cette disposition.

Au niveau de l'intestin gastro-iléal, le canal se divise en deux branches qui courent sur la face dorsale de cette partie de l'intestin. Il se peut que cette disposition subisse des changements suivant les individus, car Vaillant dit que: « A l'origine du tube gastro-iléal le vaisseau dorsal cesse en quelque sorte d'exister et se résout en un réseau capillaire très riche qui recouvre entièrement cette partie du tube digestif . . . » Je l'ai toujours trouvé se divisant en deux branches assez grandes (Fig. 24 *vd*) que l'on peut suivre sur tout le parcours de l'intestin gastro-iléal; celles-ci au niveau du rectum s'unissent entre elles par une branche transversale et donnent en outre sur les parois du rectum naissance à d'autres troncs assez gros, de sorte que l'on ne peut plus reconnaître dans cette dernière partie de l'intestin de canal proprement dit. Sur le gastro-iléal les branches du dorsal donnent naissance sur tout leur trajet a de nombreux canaux plus petits qui, en s'anastomosant, forment un filet à assez grosses mailles. Au commencement de l'intestin gastro-iléal, dans la partie en formede T viennent déboucher deux canaux provenant du ventral (Fig. 24 *vv*^{1}). Ils donnent chacun en arrivant sur l'intestin deux branches dont l'une contourne le bord de l'intestin et l'autre descend le long des parois en fournissant des nombreuses ramifications. Sur le rectum nous avons vu les deux moitiés du dorsal arriver, puis se diviser en plusieurs ramuscules, dont quelques-uns se détachent et vont se répandre dans l'épaisseur des téguments, tandis que les autres s'entrecroisent en dessinant un élégant réseau à mailles plus serrées que celles de l'intestin (Fig. 25). Dans cette partie de l'intestin, j'ai trouvé plusieurs fois en ouvrant des Pontobdelles injectées de la matière colorante dont je m'étais servi. Ce fait de la pénétration du liquide des vaisseaux dans le système digestif, a déjà été constaté par Vaillant. Il est peut-être dû au déchirement des tissus excessivement délicats en cet endroit. Près de l'extrémité caudale, les canaux principaux qui courent sur le rectum, se réunissent, viennent se fusionner en un seul tronc, entrant évidemment en relation avec l'extrémité du ventral (Fig. 22 *a*).

Ventral. Il commence à partir du ganglion sous-œsophagien; au niveau du sixième ganglion de la chaîne nerveuse il s'élargit considérablement. Ses parois dans cet endroit ne sont plus régulières, elles décrivent un espace lacunaire d'où partiraient les branches antérieures du dorsal. Le ventral d'un diamètre plus petit que les trois autres canaux longitudinaux s'étend directement d'une ventouse à l'autre. Au niveau de chaque ganglion il fournit un renflement consi-

dérable d'où part à droite et à gauche une branche allant au dorsal que nous exposerons plus en détails dans la suite en parlant du plan circulatoire dans un zoonite sexué. En considérant la planche que donne Vaillant au sujet du ventral, on voit de chaque côté du renflement ganglionnaire une petite boursoufflure secondaire nettement tranchée de la première. Jamais je n'ai pu remarquer ce renflement secondaire, tout ce que je suis arrivé à constater, ce sont deux minimes excroissances situées sur la face antérieure du renflement ganglionnaire et d'où partent quelquefois quelques branches allant se ramifier dans la peau. Le ventral se continue jusqu'à la ventouse anale où par un seul rameau il se met en relation directe avec le dorsal.

Circulation superficielle. Quant on consulte dans l'ouvrage de Vaillant l'article relatif à la respiration des Pontobdelles, on s'aperçoit que l'auteur, tout en ayant reconnu que la respiration doit se faire par la peau, ne sait pas au juste comment ce phénomène d'oxygénation doit s'effectuer; en effet nous lisons que: «Les vaisseaux clos ne présentent qu'un réseau situé à la face profonde de la peau et que par suite de l'épaisseur des couches musculaires ce réseau se trouve à une distance relativement considérable au milieu oxygéné, et que les gros vaisseaux qui seuls sont rapprochés de l'extérieur ne peuvent être que d'une médiocre importance au point de vue de la fonction respiratoire à cause de leur volume et le peu de surface relative qu'ils présentent.»

La respiration doit s'effectuer par la peau et une bonne injection lève les doutes à ce sujet. Elle nous montre qu'il y a une adaptation spéciale des vaisseaux sanguins en vue du phénomène de l'hématose. Cet acte doit se faire principalement par les verrues qui se trouvent à la surface des téguments, verrues que Bibiena se demandait si elles servaient à la marche, au toucher ou si elles secrétaient du mucus. Ces mamelons sont richement vascularisés par les latéraux. On voit les vaisseaux émis par ces derniers serpenter dans le voisinage des mamelons (Fig. 26) et se résoudre en une quantité de ramuscules qui s'entrecroisent en tous sens sur ceux-ci, quelques fois ils forment à leur sommet une espèce de lacune sanguine assez grande. Entre les verrues ce riche réseau ne s'observe pas.

Circulation dans un zoonite sexué. Il existe à ce sujet de nombreuses divergences entre les observations de l'auteur déjà si souvent cité et les miennes. Je décrirai ce que j'ai observé touchant la circulation dans un zoonite, puis je mentionnerai les points du mémoire qui ne cadrent pas avec mes données.

Si nous ouvrons la face dorsale d'une Pontobdelle par une incision dirigée suivant une ligne parallèle au vaisseau dorsal, mais à sa gauche, puis qu'on étale les lèvres convenablement, on aura sous les yeux les quatre canaux longitudinaux et les branches qu'ils émettent. A gauche un latéral puis le ventral, le second latéral et enfin à droite le dorsal (Fig. 21). A espaces réguliers on observera les dissépiments ou cloisons. Celles-ci sont richement vascularisées, le réseau est constitué par des canalicules dessinant de très larges mailles. Ils reçoivent leur sang d'un canal émanant d'un petit tronc qui court parallèlement aux latéraux. Ces canalicules des dissépiments font le tour de l'intestin, ils ne semblent pas avoir de relations avec le ventral et vont se ramifier dans la peau. Quelques fines branches semblent pénétrer dans le dorsal. Dans ce zoonite nous avons un renflement sanguin ventral (Fig. 21 *r*). Il a la forme d'un losange de chaque angle duquel part un canal. Une légère boursoufflure se laisse distinguer sur la face antérieure de chaque côté. De ces deux petits renflements secondaires naît quelquefois une branche, laquelle, après s'être passablement ramifiée pénètre sans la peau; d'autre fois, et c'est le cas le plus fréquent, il n'en naît que de petits canalicules très courts qui après un tortueux trajet s'enfoncent dans les téguments. Les troncs qui naissent des côtés des renflements ganglionnaires sont gros et peuvent porter le nom de branches ventro-dorsales (Fig. 21 *vdo*). Leur trajet est un peu onduleux. Ils émettent de nombreuses petites branches capillaires, passent dans l'intervalle entre deux renflements des latéraux et vont se jeter dans le dorsal. Elles établissent donc une communication directe entre le ventral et le dorsal. En outre, elles mettent en relation les quatre canaux longitudinaux ensemble. A cet effet, de la base interne du troisième renflement de chaque latéral naît dans chaque zoonite un large canal (Fig. 27 *a*). Celui-ci est très court: à peine né, il se divise en quatre branches dont une se rend au ventro-dorsal, d'où nous voyons s'établir la circulation entre les deux latéraux, le ventral et le dorsal. La seconde branche décrit un angle aigu et se dirige vers le testicule qu'elle rejoint inférieurement, c'est la branche testiculaire (Fig. 21 *vt*). L'organe générateur mâle se trouve alors en partie recouvert par le sang et rappelle le cœur moniliforme des sangsues. Mais ici pas de divisions de la masse sanguine en poches définies, le sang semble plutôt se répandre sur l'organe testiculaire. Du bord externe de chaque testicule part un canal qui chemine dans la direction des latéraux (Fig. 21 *b*) et va se déverser dans la troisième branche issue de l'ampoule du latéral, branche qui longe ce

canal dans tous les zoonites sexués, et, qui au point de contact de la nouvelle branche testiculaire détache un rameau allant se rendre dans le dorsal (Fig. 21 *d*). Le tronc parallèle au latéral émet dans le milieu de son parcours à chaque somite un canalicule qui ne tarde pas à se diviser et dont les ramifications pénètrent dans la peau ou à la surface de l'intestin. La quatrième branche partant de la base de la troisième ampoule forme le canal parallèle qui descend dans le zoonite suivant.

Vaillant dit que les vaisseaux dorsaux et ventraux donnent seuls naissance à des rameaux anastomosés, les vaisseaux latéraux en étant absolument privés, et qu'il part de chaque côté du ganglion nerveux, un vaisseau qui se prolonge vers le côté dorsal, passe en dedans du latéral sans communiquer avec lui. Ce rapport, ajoute l'auteur, demande toutefois à être examiné de près. Voilà une idée qui ne s'accorde guère avec mes données, le fait que les latéraux sont absolument privés de rameaux anastomosés. Quant au rapport à examiner, nous savons qu'il y a une large communication entre le ventro-dorsal et le latéral établie à la base du côté interne du troisième renflement du latéral. Vaillant fait partir les branches testiculaires du dorso-ventral à peu près au tiers de son parcours, tandis qu'elles partent en réalité du latéral.

Clepsine.

(Planche 20 Fig. 28—31.)

S'il existe encore quelques doutes au sujet du système circulatoire chez les sangsues décrites plus haut, ils sont peu nombreux et ne tarderont pas un jour ou l'autre à disparaître. Chez la *Clepsine* les doutes se multiplient après l'étude de la disposition des canaux, étude rendue excessivement difficile par le fait que le sang de l'animal est incolore. On peut apercevoir assez nettement au microscope les deux canaux latéraux dans la partie du corps où ils présentent leur plus grand diamètre. On les distingue par les petits corpuscules allant et venant dans un liquide qui court le long des flancs de l'animal. C'est à peu près tout ce que l'on peut observer directement à l'aide du microscope sur une *Clepsine* adulte.

Bidder **(53)**, C. O. Whitman **(68)**, Ch. Robin **(61)** se sont occupés de décrire le système circulatoire de ces hirudinées et sont arrivés à des résultats plus ou moins différents entre eux.

On n'est pas encore bien arrêté au sujet du nombre des grands canaux longitudinaux de la *Clepsine*. C'est dire qu'on ne sait pas

grande chose de positif sur leurs relations ultimes. et que les petites ramifications sont encore à trouver chez les animaux adultes.

Leydig (27) reconnaît l'existence de cinq canaux longitudinaux, dont un dorsal contractile, un ventral non contractile, un canal qui doit enfermer la chaîne ganglionnaire, enfin deux latéraux. Le vaisseau emprisonnant la chaîne nerveuse doit selon l'auteur être en communication avec le dorsal d'une manière ouverte. Leydig est le seul auteur qui ait vu autant de canaux distincts: il se trouve en opposition avec Filippi lequel ne décrit que les vaisseaux latéraux. Ce dernier a attiré l'attention sur le point qu'il existait une communication directe du canal digestif au système vasculaire, opinion qui n'eut guère de crédit, et qui, cependant ne me paraît pas être complétement dépourvue de réalité.

Nous arrivons maintenant au mémoire de Bidder (53). L'existence de trois troncs longitudinaux dont deux latéraux est reconnue. Ces deux derniers ne possèdent pas de parois contractiles. Le troisième canal est le dorsal. De place en place cet auteur y décrit des languettes (Klappen) se composant d'un amas de cellules qui ne sont pas toujours très distinctes. Ces languettes sont attachées à la paroi du vaisseau. On en a aussi découvert dans le vaisseau dorsal de la *Pisicola*. Kupffer les regarde comme organes préparateurs du sang. Bidder n'a pas pu observer la terminaison postérieure du dorsal. A l'extrémité antérieure, ce canal paraît se diviser en deux petites branches. Le ventral n'est pas signalé dans le mémoire. Combien différente est la description de la *Clepsine marginata* de C. O. Whitman. Cet auteur a observé le système circulatoire sur de très jeunes individus agés de dix à quinze jours. Le résultat de ses observations est la constatation de deux systèmes différents. 1° Un système vasculaire, 2° un système lacunaire. Le premier consiste en un tronc dorsal et un ventral réunis par des branches latérales et terminales; le second comprend un sinus marginal et un sinus médian qui communiquent ensemble. Le tronc dorsal est le seul qui soit contractile. Dans la partie antérieure de l'animal il fournit trois paires de rameaux latéraux et une paire pharyngienne qui, derrière les yeux se bifurque en produisant ainsi deux branches céphaliques. Postérieurement le dorsal se divise en deux vaisseaux qui en se rejoignant derrière l'anus produisent un anneau anal dans lequel se déversent sept paires de canaux provenant de la partie postérieure du ventral.

L'espèce de Clepsine que j'ai eu à examiner est la *Clepsine complanata*. Mes observations ont porté principalement sur des animaux

adultes, rarement sur de jeunes exemplaires. Ces sangsues examinées au microscope ont toutes montré l'existence de troncs latéraux. Pour tâcher de découvrir d'autres vaissaux, j'ai pratiqué des injections au chromate de plomb et à la gélatine dans un des latéraux. Le procédé a réussi, les deux latéraux se sont pleinement injectés, seulement au fur et à mesure que l'injection cheminait dans le canal, on la voyait se diriger par de petites ramifications dans la direction des diverticulums de l'intestin, les remplir complètement ainsi que le canal intestinal. Naturellement cet intestin gorgé par la masse empêchait de constater l'existence des vaisseaux médians, ainsi que les rapports des latéraux entre eux. Inversément, si l'injection était poussée soit par l'orifice buccal soit par l'anus, j'obtenais les mêmes résultats, c'est-à-dire que l'intestin commençait à se colorer par la masse, puis les diverticulums et enfin les canaux latéraux et la ventouse postérieure. J'ai pensé qu'il y avait rupture des canaux par la pression trop forte du corps de l'aminal lors de l'injection, rupture ayant pour conséquenee de laisser passer le sang des latéraux dans l'intestin. Alors je mis tout le soin voulu à injecter l'animal sans le soumettre à aucune pression. Dans ce but pour ne pas le prendre entre les doigts, je le saisis par l'extrémité antérieure entre les deux branches d'une fine pince, je le transportai dans l'eau à 30° degrés; puis au bout d'un quart d'heure, au moyen d'une canule à injection dont l'extrémité très fine était introduite dans l'orifice anal, je laissai couler dans l'intestin la gélatine liquide. Invariablement, je pus voir l'intestin peu à peu se remplir puis les latéraux, d'où je fus porté à eroire qu'il y a une communication entre les deux systèmes. Cependant des faits ne parlent pas tout à fait en faveur de cette manière de voir déjà partagée par Filippi. On ne voit pas les matières de l'intestin passer directement dans les latéraux. A cela on peut répondre que les branches de communication sont très fines et que si échange il y a, il s'opère lentement. On voit dans les vaisseaux latéraux, flottant dans le liquide incolore, des corpuscules de formes et de dimensions diverses. Ils vont et viennent sans paraître avoir un mouvement défini. De temps en temps on voit un gros corpuscule être entrainé par le courant. Sa course est parfois telle qu'après avoir cheminé pendant un temps très court, il s'arrête retenu par les parois des canaux; le diamètre de eeux-ci diminuant, le courant continue à marcher et le corpuscule reste pris; quand le liquide revient en arrière il fait bouger un peu ce corps qui tout à coup arraché, pour ainsi dire, aux parois qui le serraient trop, est entrainé par le courant, il ne va pas bien loin, à l'autre extrémité de l'animal il

est de nouveau arrêté et doit attendre le courant de retour pour rebrousser chemin. En voyant ces gros corps dans ces canaux, on peut se demander si ils ne proviendraient pas du canal intestinal.

Parmi les résultats de l'examen du système circulatoire de la *Clepsine marginata*, je ne suis jamais arrivé à observer la marche des latéraux dans la ventouse postérieure telle que l'a figurée C. O. Whitman. D'après la figure, on voit que le sinus marginal du vaisseau latéral se poursuit avec un égal diamètre sur tout le pourtour de l'animal, qu'il pénètre dans la ventouse postérieure et en fait le tour. J'ai exactement pu voir ce vaisseau sur une Clepsine non injectée, je l'ai vu courir sur le flanc droit de l'animal, arrivé au pied de la ventouse, il s'infléchit du côté de la ligne médiane, où il rejoint peut-être la gauche: il a peu de relations avec l'extrémité du sinus ventral (Fig. 28).

Les résultats obtenus par les injections sont les suivants: de l'extrémité postérieure de l'intestin on voit partir à peu de distance les unes des autres deux branches se rendant chacune dans le bord marginal de la ventouse (Fig. 28 *a*). Là, elles déterminent un véritable anneau très visible et bien délimité. Cette disposition n'est pas relatée dans la figure de Whitman. On voit bien dans son dessin du suçoir postérieur des canaux s'étendant radiairement à partir d'un point; mais ils ne constituent pas un anneau périphérique autour de la ventouse; ils reviennent sur eux-mêmes après avoir chacun décrit une anse et étant partis du ventral, ils vont se jeter dans le dorsal.

En outre les injections montrent très bien les communications existant entre les deux latéraux par de petits canaux très nombreux, courant en partie sur la face dorsale, en partie sur la face ventrale de l'animal (Fig. 29 *a*). Ils font penser aux latéro-dorsaux et latéro-abdominaux de la sangsue et de l'Aulastome et à des vaisseaux analogues chez la *Nephelis*. Ces petites branches de communication sont très évidentes et tellement nombreuses que, lorsqu'elles sont bien pénétrées de matière colorante, toute la *Clepsine* change de couleur pour prendre celle de la masse. Ces canalicules sont parallèlles entre eux, et à peu près tous de même dimension. On en compté gennéralemet quatre par segment sur la face dorsale et trois sur la face ventrale. De nombreuses petites branches transversales les relient entre eux. Ils n'ont pas été observées par C. O. Whitman.

En outre, ces Clepsines injectées montrent d'une manière évidente que de chaque extrémité des diverticulums intestinaux partent plusieurs petits canaux très fins qui se rendent dans la direction des latéraux. Je n'ai pu les suivre, car sur leur parcours ils forment un réseau

dont les mailles sont si serrées et enchevêtrées les unes dans les autres qu'il est impossible de les délimiter. Il m'est arrivé une fois d'observer sur une *Clepsine* deux vaisseaux médians dont l'un, supérieur, occupait la place du dorsal chez d'autres Hirudinées: l'autre, celle du ventral. Ils me paraissaient d'une dimension énorme par rapport au corps de l'animal. Je n'ai pu les examiner aux deux extrémités. Le supérieur, immédiatement après l'organe visuel, présentait déjà un très grand diamètre, puis formait un anneau (Fig. 30). Son cours était irrégulièrement onduleux. A distances très rapprochées, partaient des deux côtés de petites branches, allant se ramifier dans le parenchyme du corps. Vers son tiers postérieur, ce canal émettait trois paires de diverticulums à droite et à gauche. Ceux-ci de très grande dimension se terminaient brusquement par une quantité de ramuscules. Le vaisseau inférieur pouvait être comparé à un long sinus dont les parois dans la région antérieure du corps n'offrent absolument rien de régulier. Sur son trajet on voyait partir à droite et à gauche quelques branches se résolvant en petits canaux dans l'intérieur du parenchyme et probablement elles étaient en relation avec celles qui provenaient du vaisseau supérieur (Fig. 31).

Lumbricus terrestris.

(Planche 20, 21 Fig. 32—49.)

D'après le nombre d'écrits relatifs au Ver de terre, on voit que cet animal n'a pas été l'objet d'études approfondies aussi nombreuses que les Hirudinées. Cela tient probablement à la difficulté d'isoler les divers systèmes d'organes, ainsi qu'à celle de dégorger l'intestin toujours rempli de matières terreuses; en outre, il faut ajouter la rapide décomposition du ver après sa mort.

Pendant mon séjour à Naples, je me procurai par curiosité des Lombrics des environs, pour voir si la conformation des organes était semblable à celle du *L. terrestris*. Je fus frappé au premier abord de la différence de grandeur, ainsi que du nombre plus grand des cœurs moniliformes. Consultant la littérature à ce sujet, je trouvai que j'avais à faire au *Lumbricus trapezoïdes* de Dugès, aussi nommé *Allolobophora turgida* par Daniele Rosa (78). La caractéristique que cet auteur en donne, concorde parfaitement avec les caractères de l'animal que j'avais entre les mains.

Les descriptions du système circulatoire porteront sur ces deux espèces de Lombrics, de sorte que chaque fois qu'il n'y aura pas une

mention spéciale du nom de l'un ou de l'autre, les définitions seront communes aux deux.

Un ancien auteur, Morren **(10)** avait déjà en 1826 fait une bonne description anatomique des organes externes et internes du ver de terre. Ant. Dugès **(14)** décrit les cœurs moniliformes en donnant à chacun d'eux une douzaine de vésicules, nombre un peu exagéré comme nous le verrons dans la suite. Cet auteur n'a pas eu recours aux injections parce que dit-il: elles sont un « moyen toujours incertain et souvent infidèle ». Le mémoire de Thomas Williams **(40)** contient quelques passages erronnés comme par exemple les phrases suivantes: « Le ver de terre montre un système vasculaire dont le plan coïncide d'une façon remarquablement intime avec celui de la sangsue. Les principaux troncs longitudinaux sont similaires en nombre et en disposition à ceux de la sangsue. » L'auteur mentionne sept ou huit cœurs. En les décrivant, il s'attache surtout à démontrer que de Quatrefages et d'autres auteurs ont mal interprêté la forme de ces cœurs, ainsi que celle du vaisseau dorsal; il conclut en disant: « Pour dire la vérité réelle, ces vaisseaux ne sont pas du tout moniliformes, ils consistent en un cylindre aux contours à peu près uniformes dont le milieu cependant est légèrement renflé.» Pour expliquer cette divergence dans la manière de voir de ses prédécesseurs. Williams met en avant le mode défectueux d'opérer et d'épingler le ver pour l'examiner. D'après les procédés jusqu'alors employés, les vaisseaux étant sous des pressions irrégulières, prendront un aspect moniliforme. Or, ce point de vue de Williams est absolument faux. En premier lieu, on remarque que le vaisseau est très régulièrement moniliforme, d'où il résulte que cette particularité n'est pas artificielle, car s'il en était ainsi, on verrait les étranglements se produire au niveau des points où les épingles percent la peau, ce qui n'est nullement le cas. En outre, cette explication ne peut s'appliquer aux cœurs, vu que ceux-ci ont un cours parallèle aux cloisons qui déterminent les étranglements.

Voulant en avoir le cœur net au sujet de cette disposition, je choisis plusieurs échantillons des plus gros de nos vers de terre, ainsi que du *L. trapezoïdes* pour les soumettre à l'observation. Pour les examiner, j'immobilisai les uns dans de l'alcool, du chloroforme: les autres, je les disséquai vivants. Sur tous, je pratiquai aussi soigneusement que possible deux incisions parallèles, dont une de chaque côté du vaisseau dorsal. En enlevant la bande de peau, comprise entre les deux coupures, j'eus bien soin de ne pas léser le canal. Le ver ne fut

épinglé sur la plaque de liège que par les deux extrémités. Dans quelques cas, je tranchai les cloisons intersegmentaires, dans d'autres, je les laissai intactes. Or, toujours j'ai remarqué que le vaisseau dorsal à partir du commencement de l'intestin, c'est-à-dire depuis le gésier musculaire jusqu'à l'extrémité postérieure, est réellement moniliforme, ou composé de parties renflées, occupant chacune l'espace d'un segment alternant avec un étranglement. Quant aux cœurs, la disposition change, et on comprend aisément que celui qui n'aurait eu entre les mains que le *L. agricola*, en voyant la figure de DE QUATREFAGES, représentant le *L. trapezoïdes*, puisse être porté à croire, qu'il y a exagération dans l'aspect moniliforme des cœurs. Cela s'explique aisément. Notre ver ne représente qu'à un très faible degré la disposition des cœurs en chapelet, tandis que le *trapezoïdes* est dans un cas tout contraire. Or, ces deux espèces étant voisines, l'observateur sera porté à conclure à l'exagération de la description et du dessin, et à rapprocher la forme de ces cœurs de celle qu'il a sous les yeux.

Souvent deux espèces d'Annélides sont rangées l'une à côté de l'autre dans la classification, car elles présentent les mêmes caractères externes. Mais cela n'entraîne nullement la même conformité dans l'arrangement des organes internes, d'où il peut résulter qu'un auteur ayant donné une description anatomique d'une de ces espèces, ses descriptions pourront être taxées d'incorrectes par un autre observateur qui aura décrit l'espèce voisine, car dans l'esprit de ce dernier, les deux animaux, étant placés côte à côte, doivent présenter les mêmes caractères internes. Combien de fois m'est-il arrivé, en étudiant une espèce tellement voisine d'une autre décrite par un auteur, que les deux noms ont été quelquefois pris pour synonymes, de différer dans la description et les dessins. En faut-il conclure de prime abord qu'une des deux observations est fausse? Evidemment non, d'autant plus qu'il n'est pas rare de rencontrer dans des individus de la même espèce des irrégularités faiblement accusées dans la forme et la disposition d'un organe.

CLAPARÈDE a fait du ver de terre l'objet d'une étude détaillée et approfondie. Nous aurons dans les cours de la description à revenir plusieurs fois sur ce travail.

D'UDEKEM **(47)** donne une analyse très succinte du système circulatoire chez le *Lumbricus agricola*. Il ne fait mention que des trois troncs principaux, et ne semble pas avoir connu les deux vaisseaux nerviens de même que les intestino-tégumentaires. Les planches

nous parlent un peu plus que le texte, mais malheureusement elles sont dépourvues de lettres et d'explications.

Au procédé indiqué dans «l'Anatomie comparée» de Vogt et Yung, pour tuer un Lombric sans le contracter, j'en ajouterai un autre capable de rendre d'aussi bons services. Il consiste à plonger l'animal dans un bocal assez haut et contenant beaucoup d'eau. Puis on verse sur l'eau un peu d'alcool. Celui-ci par diffusion arrive petit à petit à entourer le ver et l'immobilise au bout de peu de temps, sans la moindre contraction. Si on a soin de fermer le bocal, la mort survient après une heure environ, lorsque la dose d'alcool n'est pas trop forte.

Dans les pages qui suivent, j'exposerai comparativement le plan du système circulatoire du *Pontodrilus Marioni*, de l'*Urocheta* et du *Lumbricus*. Les deux premiers ont été étudiés par Edmond Perrier (**72**). Je n'ai pas examiné ces animaux, mes observations n'ont porté uniquement que sur le ver de terre.

Le *Lumbricus terrestris* comprend dans son intérieur cinq vaisseaux longitudinaux. Ils sont loin d'avoir tous la même dimension. Deux d'entre eux se laissent facilement apercevoir à travers les téguments; ce sont le dorsal et le sus-nervien. Les autres, de volume beaucoup plus faible, sont rapprochés les uns des autres et accompagnent la chaîne nerveuse. En outre, dans la partie antérieure du corps de l'animal, nous remarquons des canaux d'assez forte dimension courant le long de l'œsophage de chaque côté de sa ligne médiane ventrale. Ces deux derniers canaux dont le parcours ne semble pas avoir été complètement observé par les auteurs ont leurs homologues chez les Urochètes et Pontodriles, chez lesquels ils portent le nom d'intestino-tégumentaires. D'après ce que j'ai pu voir chez le ver de terre, leurs relations entre l'intestin et la peau peuvent justement aussi leur faire valoir la dénomination d'intestino-tégumentaire. Chez les Pontodriles les canaux accompagnant la chaîne nerveuse de chaque côté, n'ont pas été observés: en revanche, il existe un tronc dorso-intestinal situé immédiatement sur la ligne médiane dorsale de l'intestin et bien distinct du dorsal lui-même. Je n'ai rien observé de semblable chez le Lombric. Chez l'Urochète, le système circulatoire se trouve encore compliqué par l'addition de nouveaux canaux.

Dorsal. Le canal sanguin dorsal (Fig. 32 *vd*) auquel Morren donnait le nom d'arteria dorsalis s'étend sur toute la longueur de l'animal. Il est accolé au tube alimentaire dont il suit exactement les mouvements. Il ne présente pas partout le même diamètre et la même

forme; loin de là, il varie suivant les régions du canal digestif. Il atteint son plus grand diamètre au commencement de l'intestin proprement dit, et le conserve jusque près de l'extrémité postérieure où il diminue assez rapidement. Dans sa portion antérieure, il diminue insensiblement de volume en donnant naissance sur le pharynx à de nombreuses petites branches se ramifiant à la surface de cet organe jusque dans le voisinage des ganglions cérébraux. Dans la partie œsophagienne du tube digestif, du canal dorsal partent cinq paires de cœurs, gros troncs allant se jeter dans le sus-nervien (Fig. 32 *c*). Leur nombre n'est pas le même chez les différentes espèces de Lombrics. Beddard (**74**) en mentionne six chez le *Typhoeus orientalis*. Chez notre ver on en compte cinq paires. Leur forme a donné lieu à quelques discussions. Il est vrai de dire qu'elle n'est pas immuable, mais le plus souvent on rencontre la disposition suivante. Du canal dorsal part à angle droit un fin et court rameau (Fig. 33). Celui-ci ne tarde pas à se renfler en une petite vésicule de forme à peu près ronde à la quelle fait suite la masse du cœur. Cette dernière a la forme d'une cornemuse dont la partie amincie viendrait se jeter dans le sus-nervien. Chez le *L. trapezoïdes* il en est autrement. Autant que j'ai pu le constater, la forme et le nombre des ampoules qui constituent un cœur moniliforme sont assez constants. Dugès comptait jusqu'à douze de ces vésicules. Claparède en fait figurer cinq. Six est le nombre que j'ai le plus souvent rencontré, rarement sept (Fig. 34). La première de ces ampoules est plus longue que les autres, elle présente un étranglement à sa surface, ce qui fait que quelquefois elle peut se dédoubler en deux petites. Les trois suivantes sont assez allongées et reliées entre elles par des étranglements assez lâches. La cinquième affecte une forme à peu près ronde; la dernière de beaucoup la plus petite ne communique pas immédiatement avec le ventral, elle en est séparée par un canal assez étroit. On trouve six paires de cœurs. Cette dénomination de cœur est généralement reçue et employée, mais est-elle bien exacte? On a ordinairement donné chez les Annélides le nom de cœur à une dilatation plus ou moins considérable d'un vaisseau présentant le phénomène de la contractilité. Or, ces cœurs ne sont pas toujours placés sur le même courant sanguin, comme le montreront les exemples suivants. Chez le Lombric, ils relient le dorsal au sus-intestinal, il en est de même chez l'Arenicola. Chez la Térébelle, l'expansion qui a reçu le nom de cœur n'intéresse que le vaisseau dorsal dont une partie présente un large renflement, la même chose se trouve chez le Siphonostome. Par ces quelques cas, nous concluons que ces

dilatations ne remplissent pas toutes le même but, d'où il s'ensuit que la dénomination de cœur ne peut être partout appliquée.

Chez les Urochètes, le dorsal présente une particularité intéressante qui ne s'observe pas chez les Lombrics. Elle consiste en la présence en avant de l'intestin proprement dit d'une anse volumineuse qui flotte librement à droite ou à gauche.

Sus- et sous-nervien. Le sus-nervien est très visible chez le *Lumbricus terrestris*. Il est situé dans la partie ventrale de l'animal en dessous de l'intestin (Fig. 32 *sn*). On le voit à travers les téguments décrire des sinuosités sans régularité et se déplaçant au moindre mouvement du corps. Cela s'observe dans la région de l'intestin proprement dit, car dans la région antérieure du corps, il est plus fixe dans sa position. Étant relié au dorsal par des ramifications volumineuses, sa liberté est beaucoup plus limitée, il présente alors un trajet rectiligne. Sur le pharynx, nous verrons qu'il donne naissance à de nombreuses branches, ainsi que dans le voisinage de l'anus. Son diamètre dans la partie moyenne du corps est très appréciable sans atteindre toutefois celui du dorsal. Le sous-nervien (Fig. 40 *sno*) par sa petitesse ne se découvre pas de prime abord. Il court sur la ligne médiane de la chaîne nerveuse à sa face inférieure. Il est fixé à elle et s'étend d'un bout à l'autre du corps en conservant à peu près partout les mêmes dimensions.

Ces deux canaux qui viennent d'être décrits, existent chez les Périchètes. Le second s'étend chez l'Urochète jusqu'au huitième anneau où il se bifurque. Les branches nouvellement formées concourent à la formation du réseau vasculaire entourant la glande à mucosité.

Canaux latéraux de la chaîne ganglionnaire. Ils sont très fins et s'étendent régulièrement à droite et à gauche de la chaîne nerveuse en l'accompagnant dans toute sa longueur (Fig. 32 *cl*). Dans la partie antérieure du canal digestif, près du voisinage des ganglions cérébraux (Fig. 35 *cl*), ils se résolvent en une quantité de petites branches ne présentant rien de régulier, si ce n'est une ramification entrant en relation avec l'anneau sanguin formé dans cette région par le sus-nervien. Ces deux canaux latéraux sont unis l'un à l'autre par de fins ramuscules pouvant quelques fois se diviser et couvrir le cordon nerveu d'un fin réseau de peu d'étendue. Ils ont aussi des connexions avec le sus-nervien.

Ces vaisseaux nerviens n'ont pas été mentionnés chez l'Urochète, ce qui ne veut pas dire qu'ils n'existent pas. L'auteur ne les a pas cherchés.

Intestino-tégumentaires. Il existe encore deux canaux très importants dans la circulation du ver de terre. Leur trajet ne paraît pas jusqu'ici être bien connu. Ce sont les intestino-tégumentaires. Ils sont en contact avec plusieurs organes, la surface de la peau et le dorsal. Leur volume est assez considérable, mais les branches qu'ils émettent sont, à part deux, généralement assez ténues, ce qui explique le fait qu'elles aient échappé aux observateurs.

Entre le troisième et le quatrième cœur, plutôt dans le voisinage de ce dernier, naissent de chaque côté du canal dorsal une branche d'assez forte dimension (Fig. 36 *it*) ; elle se dirige un peu obliquement d'avant en arrière, fait une courbe, descend près de la face ventrale de l'œsophage, puis, continue son chemin en ligne droite jusque sur le pharynx. Ce canal passe sous les cœurs et n'a aucune communication avec eux. Il émet sur son trajet de nombreuses ramifications. On le suit aisément jusqu'à son arrivée sur le pharynx où il se divise en deux branches de volume à peu près égal. L'une fait un coude pour se rendre dans le voisinage de la chaîne nerveuse et se ramifie beaucoup dans sa route, l'autre tend à se rapprocher de la face dorsale du pharynx, et couvre celui-ci d'un réseau dont les mailles vont probablement s'anastomoser avec les extrémités des vaisseaux dorsal et sus-nervien. En outre le canal irrigue abondemment l'œsophage ; il développe sur les parois de ce dernier un système de canalicules courant dans tous les sens dont le dessin représente une forme arborescente. Chez les deux espèces de ver cette injection est la même (Fig. 37). La partie rectiligne du tronc intestino-tégumentaire fournit en outre, et, c'est là un point important, des branches à la peau (Fig. 36 *ip*). En effet, à espaces réguliers, à peu près à la hauteur où chaque cœur débouche dans le sus-intestinal, on voit naître une petite dépendence très fine ne tardant pas à se diviser et se subdiviser pour fournir à la peau un lacis vasculaire compact, assurant ainsi au sang venant subir l'hématose, une large surface en contact avec l'air atmosphérique. Sur un ver bien injecté on remarque que la peau prend la couleur de la masse à injection. Le microscope muni d'un faible grossissement, montre que la surface de la peau est parcourue par une quantité de fins canalicules courant dans toutes les directions, serpentant sans ordre déterminé et constituant ainsi un réticulum à mailles très serrées. Ces branches mentionnées peuvent porter le nom de tégumentaires ; voyons celles qui méritent la désignation d'intestinales. Ces branches paraissent avoir été ignorées ou mal interprétées jusqu'ici. Elles naissent au nombre de deux du côté convexe de la

courbe décrite par chaque intestino-tégumentaire (Fig. 36 *ii*). Elles descendent le long l'œsophage pour se résoudre tout à coup en un réseau extraordinairement riche à la surface de ce cœcum de l'intestin regardé généralement comme première glande calcifère. Cette dernière est en continuité directe avec la partie inférieure de l'œsophage et l'on croirait que sa paroi n'est formée que de canaux, tellement les mailles sanguines sont rapprochées les unes des autres (Fig. 38). Ce réseau de canalicules enchevêtrés prend une disposition un peu régulière à la partie inférieure de la glande, et se continue à la surface de l'intestin recouverte par la seconde et troisième paire de glandes calcifères. Nous aurons à y revenir en parlant de la disposition du système circulatoire à la surface du tube digestif.

D'après ce qui précède, nous voyons clairement que ce canal mérite le nom d'intestino-tégumentaire, bien qu'il n'ait été reconnu pour tel par aucun des auteurs qui ont étudié le système sanguin du *Lumbricus terrestris*.

Edmond Perrier dit en parlant de l'Urochète: «Chez les Urochètes on les voit (les canaux intestino-tégumentaires) en partie par transparence à travers les téguments, surtout dans la région du gésier où ils forment deux traits rouges longitudinaux qui manquent chez ceux de nos Lombrics indigènes dont l'aspect rappelle celui des Urochètes . . . Ce fait m'avait indiqué qu'il devait y avoir dans la circulation de cet animal des dispositions autres que celles qui caractérisent les vers du genre *Lumbricus* proprement dit. Enfin ils ne manquent pas même complètement dans le genre Lombric où nous les trouvons représentés par deux troncs situés de chaque côté de l'œsophage qu'ils longent dans toute son étendue en passant en-dessous des anses contractiles latérales. Ces troncs sont directement en rapport avec le dorsal et ne contractent aucune espèce d'union avec les parois intestinales, soit avec l'abondant réseau qui les recouvre. C'est là un premier trait qui distingue nettement la circulation des Lombrics de celle des autres genres intra- et postclitellins que nous avons étudiés à l'état vivant.»

Les injections m'ont facilement et clairement montré que ces canaux communiquent, au contraire, pour ainsi dire, doublement avec l'intestin, une fois, en fournissant des branches à l'œsophage proprement dit, et une autre fois par le riche réseau de la première glande calcifère. Dans le mémoire concernant le Pontodrile, le même auteur dit en parlant de l'intestino-tégumentaire:

«Ainsi que je le faisais remarquer dans mon mémoire précité, ces vaisseaux n'ont plus chez les Lombrics aucune connexion avec l'intestin, ils naissent du dorsal dont ils ne paraissent être que des simples ramifications. Ray Lankester n'a pu découvrir le vaisseau intestino-tégumentaire chez le Lombric pour la bonne raison qu'il n'existe pas chez ces animaux de véritable tronc intestino-tégumentaire.»

Ce n'est pas tout. Ce canal, au sommet de l'angle qu'il décrit, émet une branche d'un trajet difficile à suivre, vu la grande ténuité de ses rameaux. Cette branche va fournir en partie le sang aux appendices des vésicules séminales antérieures et postérieures (Fig. 36 *is*). A cet effet, elle ne tarde pas à fournir deux petits rameaux, naissant à peu de distance l'un de l'autre et se rendant à la surface interne du premier de ces organes. L'injection de celui-ci donne un très joli dessin (Fig. 39). On voit le canal longer l'extrémité amincie ou pédoncule de l'appendice, puis diminuer insensiblement de diamètre, décrire de nombreux angles saillants du sommet desquels s'échappent de petites branches se ramifiant en tous sens. Arrivé à l'extrémité de l'organe, le canal se résout en de fins capillaires qui s'anastomosent ensemble, se réunissent en un canal qui, augmentant toujours son diamètre, longe la face inférieure interne de l'appendice séminal. Il fournit aussi des nombreuses ramifications, puis croise la branche supérieure, sort de l'organe et va aboutir à la base du quatrième cœur contractile au moment où celui-ci se jette dans le sus-nervien. Le canal émanant du sommet de la courbe de l'intestino-tégumentaire, après avoir fourni les rameaux que nous venons de décrire, continue son chemin, puis détache un canalicule allant rejoindre le sous-nervien, et plus loin se bifurque; l'une des deux divisions va fournir le sang à la seconde paire d'organes, de la même manière que dans la première, ressort de l'appendice pour aller se déverser à la base du cinquième cœur. La seconde division revient dans le voisinage de la chaîne nerveuse et se divise en deux. Une des nouvelles branches se rend dans la peau en même temps qu'elle se met en relation avec le sous-nervien, tandis que l'autre se dilate, augmente de volume, suit le bord inférieur de la troisième paire de glandes calcifères ou de Morren et va se joindre directement au dorsal (Fig. 36 *sd*).

Nous voyons d'après ce qui précède que le trajet des vaisseaux intestino-tégumentaires est fort compliqué, et l'on comprend facilement que des canaux si délicats non injectés aient échappé aux minutieuses recherches des observateurs.

En résumé les vaisseaux intestino-tégumentaires sont en relation avec le dorsal, donnent des ramifications à l'intestin, aux téguments, à la première paire de glandes de Morren, au pharynx, à l'œsophage, aux deux paires d'appendices des vésicules séminales antérieures et postérieures, à la base des deux derniers cœurs, au sous- et sus-nervien et enfin aboutissent de nouveau au dorsal.

Ces canaux méritent bien le nom d'intestino-tégumentaires, vu que les ramifications les plus considérables qu'ils fournissent se rendent à l'intestin et à la peau. Ils sont bien en rapport étroit et direct avec le dorsal; mais ce rapport doit nécessairement exister, car sans lui comment le sang pourrait-il se mouvoir dans ce système et se mettre en contact direct avec les autres courants? On peut donc considérer chez les Lombrics l'existence d'un canal intestino-tégumentaire comme réelle, et non pas regarder ces vaisseaux comme de simples ramifications du dorsal suivant l'opinion de Ed. Perrier.

Nous avons vu le trajet de sept vaisseaux longitudinaux, il nous reste à examiner quelles sont leurs relations réciproques et quelle est la disposition des canaux sanguins dans divers organes et quelques parties de l'intestin.

Terminaisons antérieures du vaisseau dorsal. Au niveau de la base de la massue pharyngienne, le vaisseau dorsal se divise en plusieurs branches qui, à leur tour, donnent une quantité de petits rameaux secondaires, allant se répandre sur la face dorsale du pharynx. Quelques-unes de ces petites divisions courent jusque dans le voisinage des ganglions cérébraux. Il arrive souvent qu'en injectant un ver de terre par le canal dorsal, l'injection poussée du côté de la tête de l'animal s'arrête au niveau de la première paire de cœurs, de telle sorte, que l'on pourrait croire à première vue que le canal dorsal ne se prolonge pas plus loin. Il pourrait se faire que dans cet endroit il y ait des amas de cellules, formant une espèce de valvule comme on en rencontre dans quelques parties du système circulatoire de quelques Annélides.

Terminaisons antérieures et postérieures du sous- et sus-nervien. Le sus-nervien donne naissance sur son parcours, le long de la paroi inférieure du pharynx, à plusieurs vaisseaux qui en partent à angle droit. Ils naissent par paires, l'un à droite, l'autre à gauche du sus-nervien (Fig. 35). Ils remontent en se subdivisant les flancs du pharynx; les branches résultant de cette division s'anastomosent entre elles et sont excessivement fines, elles vont former avec celles des vaisseaux intestino-tégumentaires un lacis des-

sinuant une riche vascularisation sur et dans les parois du pharynx. Ces branches qui naissent ainsi du sus-nervien ne tardent pas à se bifurquer après leur sortie du canal ventral, et la seconde branche de division va fournir le sang à la peau, elle rampe, en décrivant quelques sinuosités le long des parois du corps du ver, jusqu'à la face dorsale, où par quelques ramifications extrêmement fines, elle détermine dans les téguments la formation d'un réseau particulièrement développé sur la face dorsale du corps. Les branches primaires sont réunies entre elles par des canaux plus fins et envoient, à peu près au tiers de leur course, une dépendence qui, revenant en arrière, va se jeter dans les canaux latéraux de la chaîne nerveuse. Près de l'extrémité antérieure du pharynx, le sus-nervien se divise en deux branches d'égales dimensions qui, s'écartant l'une de l'autre, contournent l'extrémité antérieure buccale et vont aboutir aux ganglions cérébraux. Elles déterminent ainsi un anneau péripharyngien, émettant plusieurs petits troncs qui, à leur tour, se dédoublent en une grande quantité de capillaires dont l'ensemble forme dans le premier anneau du ver un réseau excessivement riche et délicat. Le collier pharyngien est complet et non interrompu.

Quant à la terminaison antérieure du sous-nervien, il est difficile d'en donner une description bien juste, vu l'impossibilité de la suivre jusque dans ses dernières ramifications. Nous avons déjà précédemment vu ce qu'il en était de ces deux vaisseaux chez l'Urochète. En parlant des troncs intestino-tégumentaires, nous avons mentionné que dans les deux derniers cœurs, à leur point de jonction avec le sus-nervien, aboutissait un rameau. Celui-ci se retrouve encore dans les trois cœurs supérieurs, et ne paraît pas avoir été mentionné par les auteurs, car ceux-ci décrivent les cœurs comme des vaisseaux ne recevant ni n'émettant aucune ramification. Mais il n'en est pas ainsi, on voit déboucher nettement la petite branche à la base de chaque cœur (Fig. 36). Elle se dirige vers les téguments et donne naissance à plusieurs branches dont une décrit un angle droit pour suivre un cours parallèle à la chaîne nerveuse; c'est ce qui est représenté dans la figure 40, lettre *b*. Dans ce dessin, l'œsophage, le sus-nervien ont été enlevés, on voit les branches, *c*, coupées; elles provenaient du sus-nervien; les branches, *d*, également coupées, provenaient de la base des cœurs. On voit que celles-ci forment, pour ainsi dire de chaque côté de la chaîne, un canal longitudinal. Mais en réalité il n'en est pas ainsi, le soi-disant canal n'est pas tout d'une venue. De ce pseudo-canal longitudinal nous voyons sortir deux sortes de rameaux, les uns,

g, s'en vont directement au sous-nervien, ce sont les plus gros; les autres, en alternance avec les premiers, débouchent dans les latéraux de la chaîne, juste à un niveau correspondant à un entre-nœud de celle-ci. En outre, la figure nous fait voir par la lettre *h* les communications qu'ont entre eux les latéraux de la chaîne, et celles qu'ils ont avec le sous-nervien.

Telle est la disposition de ce système compliqué dans la région des trois premiers cœurs. Chez l'Urochète on constate la présence de cinq cœurs dont trois seulement, les antérieurs, relient le dorsal au sus-nervien, les deux derniers communiquent avec le sus-intestinal.

Relations entre le dorsal et le sus-nervien *dans la partie postérieure du corps*. Dans la région anale du ver de terre, les deux grands troncs arrivent en diminuant un peu leur diamètre, ils se rapprochent l'un de l'autre dans les trois derniers anneaux et se mettent en relation par des anastomoses réciproques.

Circulation dans la seconde et troisième paire de glandes de Morren. Les vaisseaux formant un réseau extrêmement joli à la surface des glandes de Morren, dérivent du dorsal. En examinant la figure 36, on remarquera la naissance de trois canaux dont les points d'origine sont très rapprochés les uns des autres. Nous en connaissons déjà deux, le supérieur et l'inférieur. Entre eux se trouve celui dont nous allons nous occuper. Ce canal est d'assez forte dimension. Il décrit un angle aigu avec le dorsal en se dirigeant obliquement en arrière; puis arrive sur la surface de la glande du côté où cette surface est accolée à l'intestin. Là, elle forme un angle droit, longe la glande et s'amincit toujours d'avantage. Il en naît de nombreux canaux sanguins très gros et serrés les uns contre les autres. Des branches transversales les relient entre eux. Ils font le tour de l'organe et descendent du côté externe (Fig. 41). Arrivés dans l'enfoncement qui sépare la seconde glande de la troisième, ils se réunissent dans un gros sinus longitudinal. Préalablement, ces canaux sont mis en communication avec une branche sortie du dorsal et qui a sur la surface externe de la glande exactement la même disposition que celui situé sur la face interne.

Circulation dans la partie inférieure de l'œsophage. De même que le tube digestif présente des régions différentes par leurs formes et leur structure, de même nous remarquons dans la vascularisation de cet organe des différences d'un haut intérêt suivant les régions considérées. A la base de l'œsophage, dans la partie entourée par les dernières paires de glandes calcifères ou de Morren, le sang

arrive en abondance dans les parois de l'intestin. Il provient des réseaux recouvrant la surface de la première glande de Morren. Ici les branches sanguines ont pris une disposition plus régulière que celle qu'elles présentaient au sommet de la glande. Elles affectent une forme en palissade (Fig. 42). On voit serrés les uns contre les autres des canaux gorgés de matière colorante et pour peu que la partie de la paroi de l'intestin que l'on examine sous le microscope se contracte on n'aperçoit plus qu'une masse, tant les espaces entre les canaux sont petits. Plus bas, commence pour le tube digestif la région stomacale. Celle-ci est assez longue, présente des renflements dans sa partie postérieure. Dans cette partie qui fait suite à l'œsophage et qui en même temps se prépare à la dilatation stomacale, le sang est fourni directement par le dorsal. On voit partir de chaque côté de celui-ci quatre ou cinq petites branches de courte étendue. Elles diminuent très rapidement de volume et courent non dans la paroi du tube digestif mais à sa surface externe: puis elles pénètrent pour se joindre aux canaux en palissade. Les espaces sanguins sont beaucoup plus larges que les intersanguins, en outre, à des hauteurs égales, les vaisseaux longitudinaux sont coupés à angle droit par des lignes sanguines transversales. Les uns et les autres n'ont pas de parois nettes dans ce sens que sous la lentille du microscope, on voit sur leur parcours une quantité de petites boursoufflures et de petits enfoncements irréguliers, ce qui donne à croire qu'ils n'ont pas de membrane limitante propre, mais qu'ils sont creusés dans des espaces affectant une disposition régulière et creusés dans l'épaisseur de la paroi. Cette disposition se continue jusque sur la surface de la poche stomacale, où nous la voyons passer insensiblement à un arrangement irrégulier. La paroi intestinale dans cette région reçoit son sang en grande partie du dorsal. Quelques petites branches sont émises par le sus-nervien. Le vaisseau dorsal fournit au moins trois paires de branches très courtes (Fig. 32) dont celle du milieu remonte bientôt du côté antérieur mais ne tarde pas à se diviser à son tour. Les ramuscules qui naissent de toutes ces subdivisions vont sans ordre déterminé, décrivent de nombreuses sinuosités et forment ainsi un entrelacement fort serré dans cette partie de l'intestin. Postérieurement nous avons l'intestin musculaire ou gésier. C'est une partie musculaire très épaisse, nécessitant deux surfaces vascularisées bien distinctes l'une de l'autre. L'une s'étend à la face interne de la paroi, l'autre sur sa face externe. La première n'est que la prolongation des réseaux sanguins de l'estomac. Mais ici la disposition des vaisseaux a pris un arrangement un peu plus

régulier. Nous y remarquons des traînées sanguines reliées entre elles par des branches qui les coupent à angle droit. Cette petite régularité est loin d'être aussi parfaite que celle que nous venons de décrire dans la paroi de l'intestin en-dessous des glandes de Morren. Ici aussi les canaux paraissent ne pas avoir de parois propres et présentent des bords irréguliers. L'extérieur du gésier affecte pour la disposition des vaisseaux sanguins un arrangement tout autre. Le vaisseau dorsal courant sur la face de l'intestin musculaire présente à espaces réguliers des renflements du milieu desquels part à angle droit une paire de canaux dont un de chaque côté (Fig. 43). Ceux-ci sont sinueux et naissent près l'un de l'autre. On en compte quatre paires. Ils s'étendent en ondulant et donnent naissance à cinq ou six rameaux perpendiculaires très courts qui se rendent directement dans un des nombreux canaux circulaires placés en-dessous. Ces derniers sont très nombreux, tous parallèles les uns aux autres, régulièrement distancés, ils passent sous le dorsal sans avoir de relations avec lui et vont tous sur la face ventrale du gésier se jeter dans un canal longitudinal commun qui ne s'étend que sur cette partie du tube digestif (Fig. 32). Ce canal bien distinct du sus-nervien est relié à ce dernier par cinq ou six branches droites et sans ramifications.

Circulation de l'intestin. Nous arrivons maintenant à la description des canaux qui irriguent l'intestin proprement dit, de cette partie du tube digestif présentant dans son intérieur un second intestin, connu aujourd'hui sous le nom de typhlosolis.

Deux choses sautent directement aux yeux en examinant cette partie du système circulatoire. C'est la disposition moniliforme du dorsal, et la répétition des mêmes canaux dans chaque segment. Ce qui fait qu'en décrivant la circulation dans un segment seulement, nous pourrons l'appliquer à tous les autres. La forme en chapelet du dorsal ayant été discutée plus haut, il est superflu d'y revenir ici. Dans chaque segment partent du dorsal trois paires de canaux (Fig. 44) dont un, l'antérieur, est d'un diamètre plus petit que les deux autres. Le même plan se répète exactement à droite et à gauche. Commençons par la paire antérieure. Les deux branches naissent vis-à-vis l'une de l'autre et n'ont aucune relation avec les parois intestinales. Elles flottent en-dessus de celles-ci en décrivant quelques sinuosités (Fig. 44 *ds*). Puis, elles se dirigent vers les téguments des flancs du ver, où elles émettent une branche assez grande qui va fournir à la peau une quantité de ramifications, c'est une branche tégumentaire qui remonte vers la face dorsale, l'autre continue son chemin pour venir se

jeter dans le sous-nervien. Le canal peut porter le nom de dorso-sous-nervien. Si dans la première partie de son trajet, il n'émet que peu ou point de rameaux, en revanche on aperçoit dans la distance s'étendant de la paroi au sous-nervien, une quantité de branches distribuant le sang à la peau de la face ventrale du ver.

Chez l'Urochète nous retrouvons exactement le même plan. L'auteur nous dit que: «Le dorsal est relié au sous-nervien par une anse latérale qui se bifurque vers les deux tiers de sa course vers le bas, l'une des branches de bifurcation remonte dans les téguments vers le dos de l'animal et peut être comparée à un vaisseau branchial, l'autre branche continue son chemin sur la ligne médiane ventrale et va s'ouvrir dans le sous-nervien. Chez le Pontodrile cette branche est supprimée; l'anse latérale arrivée dans la région ventrale s'infléchit et remonte le long des téguments de la région dorsale.»

Dans le mémoire de Dugès (14) nous trouvons un passage très curieux relatif au *Lumbricus gigas*. L'auteur décrit des branchies internes, sous forme d'expansions membraneuses transversales incomplètes. Elles sont molles et flottent dans la cavité de chaque anneau. Cette branchie recevrait sur son bord interne un canal émanant du ventral, et un autre renvoyant le sang au dorsal. Connaissant bien les organes excréteurs et les septa, Dugès n'a pas pu les prendre pour ses branchies. Il termine sa description en disant: «Ce sont des détails que je donne pour certains et positifs.» Désirant revoir ces organes respiratoires, je dirigeai mon attention sur le *trapezoïdes* et je choisis les individus de la plus grande taille. Mes recherches eurent pour résultat la connaissance de la circulation dans le septum, mais de branchies, jamais je n'ai pu en découvrir.

Les cloisons sont des membranes transversales qui s'étendent des parois du corps à l'intestin. Elles divisent intérieurement l'animal en un nombre de chambres à peu prés égal à celui des segments. Les cloisons qui entourent l'intestin proprement dit reçoivent leur sang du dorso-sous-nervien. La figure 45 représente cette circulation. Le vaisseau dorsal a été enlevé, il n'en reste que les parties d'où naît chaque dorso-sous-nervien. Celui-ci suit le septum du côté de l'intestin, détache une branche qui remonte le long du septum jusqu'à la peau, où elle se bifurque; une des branches suit la ligne de jonction du septum avec la peau, vient jusqu'au-dessus de la ligne médiane dorsale du ver. Pendant son trajet elle se ramifie, s'anastomose en dessus du vaisseau dorsal avec la branche de vis-à-vis. Le second rameau suit la peau entre les anneaux par la ligne de jonction du sep-

tum avec les téguments, fournit de nombreuses ramifications qui partent à angle droit, et vont s'unir à celles des segments voisins. Le rameau principal s'avance en se ramifiant de plus en plus, conservant cependant toujours un tronc principal qui va se jeter dans le sous-nervien.

Les organes excréteurs sont irrigués par le dorso-sous-nervien. Celui-ci dans le premier tiers de sa longueur détache une branche qui s'écarte du septum pour aller longer l'organe excréteur. Il donne naissance à une foule de fins ramuscules, décrit de nombreuses sinuosités, et, lorsqu'il est arrivé près de l'extrémité de l'organe, il se divise en deux branches qui toutes deux vont se rendre aux dorso-sous-nerviens voisins; celle qui aboutit au dorso-sous-nervien supérieur est assez longue et irrigue encore une grande portion de l'organe excréteur.

Les deux paires postérieures de canaux émanant du dorsal dans chaque segment, se déversent dans les parois de l'intestin. A leur naissance ils sont assez grands, mais diminuent rapidement de volume (Fig. 44 *di*). Arrivés sur les parois latérales de l'intestin, ils se bifurquent et donnent naissance à une foule de rameaux qui produisent avec de petites branches qui leur sont perpendiculaires un quadrillage fort élégant remarqué aussi chez l'Urochète.

Si, après avoir complètement réussi l'injection de cette partie de l'intestin, on ouvre celui-ci par une fente pratiquée sur la ligne médiane ventrale, et qu'on rabatte les parois; on observera, après avoir lavé soigneusement celles-ci avec un pinceau très doux, en examinant la préparation du côté dorsal, que ce quadrillage s'arrête à une distance égale de chaque côté du vaisseau dorsal (Fig. 44). Il ne s'étend pas sur la face supérieure du *typhlosolis*. Regardant la préparation en dedans, ce quadrillage nous apparaîtra dans son ensemble. Il commence sur le bord ventral de la paroi intestinale, remonte les côtés du tube digestif, arrive jusqu'à sa face supérieure, s'infléchit en dedans pour descendre le long du côté externe du *typhlosolis* et va se joindre au quadrillage de la moitié opposée. (Fig. 46). En regardant attentivement, on apercevra au niveau de chaque rétrécissement du canal dorsal dans le quadrillage, un vaisseau annulaire un peu plus gros que les autres (Fig. 44 *g*). Il suit la même route que ses voisins, mais à peine arrivé sur les flancs du *typhlosolis*, il se dilate tout-à-coup en une espèce de cœur duquel partent dans toutes les directions une quantité de petites branches.

On pourrait dire qu'il y a dans chaque segment une circulation quasi intestino-tégumentaire, en ce sens, que nous avons une communication des parois de l'intestin avec le dorsal par les deux paires de branches postérieures et du dorsal aux téguments par la première paire. Dans la région de l'intestin où le *typhlosolis* n'existe plus, c'est-à-dire dans la région tout à fait postérieure, les choses se simplifient. Nous remarquons encore la branche dorso-sous-nervienne, mais le quadrillage a disparu, les branches émanant du dorsal se ramifient en arbuscules à la surface de l'intestin.

Le *typhlosolis*, ce curieux organe dont la fonction physiologique a fourni matière à une multitude d'interprétations diverses, a une vascularisation très complète et très difficile à saisir. La paroi de ce second intestin est assez épaisse pour permettre le développement de deux surfaces circulatoires dont l'une interne et l'autre externe. Nous venons de décrire la seconde, cependant il reste à ajouter que chez le *Lumbricus trapezoïdes*, on peut aisément figurer la marche des vaisseaux à la surface de cet organe (Fig. 47). On voit les canaux provenant de la paroi de l'intestin se replier sur la paroi externe, puis se bifurquer à l'infini, fournir des branches, s'entrecroisant de plus en plus pour arriver vers la ligne médiane ventrale. Là, elles se réunissent toutes dans un canal longitudinal assez grêle et que l'on peut suivre jusque vers l'extrémité postérieure du ver. Au sujet de la circulation interne du *typhlosolis* Claparède (57) décrit une branche sanguine descendant directement du dorsal dans l'intérieur de l'organe sans être attaché aux parois. L'auteur a peut-être raison. L'observation étant très difficile à poursuivre, peut donner facilement lieu à des interprétations diverses. Pour la faire avec quelques chances de succès, il faut choisir un des individus de la plus grande taille. Lorsque l'injection a été faite et qu'elle a bien réussi, on met le *typhlosolis* à découvert de telle manière qu'il présente à l'observateur la face ventrale. On le sectionne transversalement, puis avec beaucoup de précautions on introduit dans la surface de section la pointe de fins ciseaux et on l'ouvre par une incisure pratiquée le long de l'un des flancs, on rabat les deux lèvres avec un pinceau mou. Il ne sera pas trop difficile, en s'aidant du microscope, de voir que de place en place, partent du dorsal des canaux fins à leur naissance, se dilatant en contournant le bord interne du *typhlosolis*. Ils peuvent émettre quelques ramifications ou rester uniques. Dans l'un et l'autre cas ces vaisseaux aboutissent sur la ligne médiane ventrale dans un canal sinueux médian, probablement le même que nous avons déjà vu à l'extérieur. De celui-ci naissent de

même plusieurs canaux assez gros, longeant l'autre bord de l'organe et aboutissant par un rétrécissement au dorsal (Fig. 48).

Relations existant entre les différents canaux longitudinaux dans un segment du milieu du corps. Du canal dorsal part dans chaque segment, comme nous venons de le voir, un canal qui se rend au sous-nervien. Vers l'extrémité de sa course, il donne, mais non d'une manière régulière, une petite branche aux latéraux de la chaîne. Environ aux deux tiers de son trajet, cette branche dorso-sous-nervienne fournit un assez gros vaisseau qui va se rendre dans le sus-nervien. Telles sont les communications entre le dorsal, le sus-nervien, le sous-nervien et les latéraux de la chaîne ganglionnaire. En outre ceux-ci, au niveau d'un espace interganglionnaire, fournissent une petite branche qui ne tarde pas à se diviser, les ramuscules qui en proviennent se rendent dans les téguments des flancs de l'animal et vont s'anastomoser avec ceux qui proviennent du dorso-sous-nervien (Fig. 49).

Arenicola piscatorum.

(Planche 21, 22 Fig. 50—64.)

L'Arénicole des pêcheurs se trouve assez fréquemment dans le Golfe de Naples. Sa longueur varie dans des limites assez grandes, mais on peut dire qu'elle est en moyenne de six à sept centimètres. Le corps est plus ou moins cylindrique, portant en avant de chaque côté cinq pieds sétigères auxquels font suite treize paires de branchies. Puis vient la région caudale proprement dite, fort variable dans sa longueur. Parfois elle n'excède pas quelques millimètres, tandis que d'autres fois, elle dépasse deux centimètres, elle est dépourvue de soies ainsi que de branchies. La couleur des animaux n'est pas toujours la même. On en rencontre de passablement transparents, d'autres ont la région antérieure plus ou moins foncée tandis que le reste du corps est jaunâtre. Assez souvent l'intestin s'aperçoit par transparence des tissus de la peau ainsi que le vaisseau dorsal, plus rarement le ventral.

Le meilleur procédé pour tuer les Arénicoles en vue de les injecter ensuite est, de verser sur l'eau de mer du bocal dans lequel elles se trouvent, un peu d'alcool. Celui-ci, par diffusion, arrive peu à peu aux animaux. On les voit alors s'agiter pendant quelques moments puis demeurer tranquilles, étendus, sans la moindre contraction.

Parmi les auteurs qui se sont occupés de l'étude anatomique des Arénicoles, il faut mentionner: Grube (**13**), Stannius (**17**), Milne-Edwards (**15**), Home (**5**), Cosmovici (**69**). Le système vasculaire de l'Arénicole ne laisse pas que d'être fort compliqué, ce qui explique les divergences des écrits à ce sujet. La complication de ce système provient de ce que chez cette Annélide nous n'avons pas, comme chez la majeure partie des Annélides et les Hirudinées, le corps composé de segments qui, excepté les antérieurs, sont semblables entre eux, et quelquefois une répétition les uns des autres. Ici, nous trouvons plusieurs parties dissemblables, une présentant des soies, une autre des soies et des branchies, et une troisième dépourvue de ces organes. Naturellement, chacune de ces régions nécessite une vascularisation spéciale, un système de canaux plus ou moins compliqué.

Nous commencerons la description par les grands canaux.

Ventral. Ce vaisseau est situé sur la ligne médiane ventrale de l'animal plus près de l'intestin que de la paroi du corps (Fig. 50 *vv*). Cette position diffère un peu de ce que nous avons vu jusqu'ici où, dans la majorité des cas, ce vaisseau est plus ou moins en contact avec la chaîne nerveuse ou même lui servait de gaîne. Son diamètre est à peu près égal à celui du dorsal. Il s'étend d'un bout à l'autre du corps, en s'atténuant aux deux extrémités. Sur la trompe il se résout en une quantité de petits canaux qui entourent cette partie du canal intestinal comme d'un réseau dont les mailles vont d'un côté s'anastomoser à celles fournies par le dorsal, de l'autre se continuent par la partie antérieure de l'animal avec la peau dont elle recouvre la face interne d'un riche lacis. Nous remarquons dans cette partie la formation d'un anneau, mais peu marqué (Fig. 51). Le ventral en longeant l'œsophage augmente de diamètre et émet à espaces réguliers trois paires de canaux partant à angle droit pour se diriger vers la peau et aller desservir les pieds sétigères (Fig. 50 *vp*). Ces ramifications sont assez grêles; simples dès leur origine, elles contournent l'œsophage. Examinons une de ces branches, la description sera la même pour les autres, car elles sont pareilles entre elles. Nous la voyons partir du ventral, se diriger près de la base du pied sétigère, où elle semble se terminer brusquement. Son trajet accompagne le diaphragme. Elle fournit de nombreuses ramifications qui vont en se divisant former sur la face interne de la peau un réseau capillaire sanguin. Examinée au microscope, l'extrémité de ce vaisseau qui semble se terminer brusquement laisse distinguer plusieurs petites ramifications qui se rendent en serpentant au pied sétigère. Une des principales branches que fournit ce

vaisseau ventro-pédieux, longe la ligne médiane du segment proéminant, fait ainsi le tour du corps en émettant sur son parcours une grande quantité de ramuscules.

Nous arrivons aux branches fournies aux organes de la génération. Ces derniers sont au nombre de cinq paires disposées à espaces réguliers sur les flancs de l'animal. Sans le secours du microscope nous distinguons dans chacun de ces organes deux parties principales: une supérieure, foncée, recourbée sur elle-même en forme de croissant; une inférieure qui, dans la majorité des cas, se montre sous forme d'une vésicule parfaitement ronde, blanchâtre, ou transparente (Fig. 52). Il m'est arrivé une fois de voir cette dernière se contracter d'elle-même et alors le contenu passait dans la partie en forme de croissant. Avec la pointe d'un scalpel, je touchai légèrement d'autres vésicules, immédiatement elles se contractaient à tel point qu'elles ne devenaient presque plus visibles, tandis que la partie antérieure de l'organe se gonflait par accumulation du liquide chassé par l'ampoule. Après un certain temps, le tout reprenait sa position première. A la suite d'une injection d'une Arénicole, j'ai vu un de ces organes renfermer un peu de la masse. Je suis porté à regarder ceci comme un accident, n'étant arrivé qu'une fois, il est probable que sous la pression du liquide coloré, les parois des vaisseaux se seront rompues. Près de la base de l'œsophage, le canal ventral émet de chaque côté une branche qui se rend à la première paire d'organes de la génération (Fig. 50). Cette ramification naît à angle droit comme les précédentes, remonte les flancs du tube digestif et se divise bientôt en deux rameaux d'inégale longueur. L'un va se rendre au pied sétigère, l'autre à l'organe. Les deux donnent naissance d'un côté à de petits canaux, se terminant brusquement en cœcum peu après leur origine (Fig. 52 *a*). Le canal inférieur longe la face médiane ventrale de l'organe en suivant un sillon que ce dernier présente dans une grande partie de sa longueur. Tel est le trajet des trois premiers vaisseaux ventro-génitaux, c'est-à-dire de ceux qui naissent avant l'intestin proprement dit, et dont une ramification se porte au mamelon sétigère. Les deux dernières paires diffèrent de celles que nous venons d'étudier sous le rapport du système circulatoire. Nous n'avons plus une branche unique partant du ventral, mais deux rameaux concourent à ce but. L'un provient du ventral, l'autre du sous-intestinal. Le premier se dirige directement sur l'organe de la génération, puis donne naissance à la petite ramification qui va desservir l'organe et qui continue à porter de petits cœcums. Dans le voisinage du pied sétigère et pour ainsi dire branchifère, car

c'est ici que commencent les branchies, nous voyons arriver le conduit qui provient du sous-intestinal, il se réunit au premier et au point de soudure, on voit un bouquet de filaments en cul de sac remplis de sang (Fig. 53 *a*). Ceux-ci seront plus loin l'objet d'une description spéciale. Ils semblent déjà exister dans les branches précédentes. La même conformation se répète pour le cinquième et dernier organe génital. Comme nous l'avons vu, les deux derniers organes de la génération se trouvent à peu près au niveau des deux premières paires de branchies. Celles-ci sont disposées en deux rangées dont une de chaque côté du corps de l'animal, plutôt un peu sur la face dorsale que sur la ligne latérale. Elles sont au nombre de treize paires chez l'Arénicole de la mer de Naples. Quand on les examine chez un individu vivant et bien portant, on voit qu'elles peuvent changer de forme. Elles sont très mobiles. Lorsque l'animal se trouve au fond d'un bocal et qu'il n'est pas inquiété, on voit les branchies s'épanouir dans un même plan. Elles présentent alors quelques rayons principaux qui partent d'un même point et, s'étalant en éventail (Fig. 54 *b*) ils se gonflent de sang et prennent alors cette belle couleur rouge. Ils fournissent une quantité de branches secondaires tantôt simples, tantôt se ramifiant plus ou moins. Lorsque l'on touche l'animal, il contracte ses branchies, elles perdent leur couleur rouge, se réduisent à une petite masse grisâtre, atteignant le tiers de la grosseur de la branchie déployée. Claparède ne paraît avoir observé que la première de ces formes, car il dit: «Les branchies offrent une apparence que je ne vois mentionnée nulle part chez l'*Arenicola marina* (l'auteur rétablit le nom spécifique de Linné). Toutes les branchies sont disposées dans un même plan comme les nervures d'une feuille et ne forment pas de buisson touffu.» Cette dernière expression correspond à ce que j'appelle la forme contractée; elle s'observe tout aussi souvent que la première. Dans l'irrigation des branchies, nous remarquons deux plans différents. Les six premières paires sont desservies par un système autrement disposé que celui qui dessert les sept dernières. Nous avons déjà vu d'où proviennent les canaux des deux premières, pour les quatre suivantes la provenance est la même. Ces vaisseaux sont d'assez fortes dimensions. Celui qui émane du sous-intestinal va directement, sans diminuer de diamètre, à la base du pied branchifère. L'autre, avant d'arriver à ce point, fournit une branche (Fig. 55 *a*), l'homologue de celle qui irriguait les organes de la génération. Elle se dirige d'avant en arrière du côté de la ligne médiane ventrale, diminue de volume et semble se terminer en cul de sac à quelques millimètres de la ligne

médiane ventrale: elle est dépourvue de cœcum (Fig. 55). Elle émet sur son parcours de nombreuses petites branches irriguant la peau et dont une de plus grande dimension est constante et d'une certaine importance. Elle se rencontre toujours de la troisième branchie à l'avant-dernière, la dernière en est dépourvue (Fig. 54 *c*); elle relie les branches émanant du vaisseau ventro-branchial aux deux branches réunies à la base du mamelon suivant. Elle est de petite dimension, sinueuse, elle donne naissance à de nombreuses ramifications dont quelques-unes courent parallèlement à elle-même, elle se trouve ainsi longer exactement la face latérale de l'Arénicole. A la septième branchie les choses changent en ce sens, qu'une des branches provient du dorsal (Fig. 55 *dp*). La ramification du ventral fournit la même dépendance qu'auparavant et va aboutir à la base de la houppe de filaments en cœcum. La branche émanant du dorsal vient aussi aboutir à la base de cette houppe.

Dans la région caudale de l'animal, c'est-à-dire dans celle qui fait suite aux branchies, le système circulatoire se trouve énormément simplifié. Nous n'y rencontrons plus que les deux vaisseaux principaux allant en s'amincissant toujours d'avantage (Fig. 56). Le dorsal fournit dans chaque segment, ou plutôt dans chaque espace circonscrit entre deux rétrécissements, une paire de canaux qui naissent à la même hauteur, descendent le long des parois de l'intestin auxquelles ils sont fixés, pour aller se déverser dans le ventral. Dans cette partie de l'animal, le tube digestif ne présente plus de lobes, les parois sont seulement pourvues de gros replis richement vascularisés par ces vaisseaux unissant les deux troncs longitudinaux. Arrivés dans le voisinage de l'anus, ces derniers se mettent en communication l'un avec l'autre non directement en se déversant l'un dans l'autre sans diminuer de diamètre, mais indirectement au moyen de rameaux excessivement fins.

Dorsal. Si le canal ventral est à peu près libre et distinct dans tout son parcours, il en est autrement du dorsal. Il se trouve pour ainsi dire englobé dans les parois de l'intestin. A l'extrémité antérieure on le voit s'amincir pour aboutir aux ganglions cervicaux (Fig. 50 *vd*). Il détache plusieurs petites branches très distinctes autour de cette partie du système nerveux. Celles-ci à leur tour en fournissent d'autres allant en partie rejoindre sur le pourtour du pharynx celles qui ont été émises par le ventral, en partie se répandre sur la surface interne de la peau, ou s'anastomoser avec l'extrémité des ramuscules des deux branches accompagnant la chaîne ganglionnaire.

Par ce qui précède, nous voyons que les canaux sanguins longitudinaux sont mis en rapport intime les uns avec les autres à la partie buccale ou céphalique de l'Arénicole. Cette communication ne se fait pas largement; mais la somme de la multitude de petites branches sanguines qui y concourent équivaut amplement au volume d'un grand vaisseau.

Considérons maintenant le vaisseau longitudinal contractile dans la partie qui précède l'intestin. On peut faire de bonnes observations en injectant ce canal avec une couleur non mélangée à la gélatine sur un animal vivant. Quoique le vaisseau soit complètement injecté, les pulsations n'en continuent pas moins, et il est curieux de voir le liquide coloré remplir et vider tour à tour les canaux jusque dans leur ramifications. Le canal dorsal suit exactement la ligne longitudinale de l'œsophage, et fournit quatre paires de rameaux, qui, de même que ceux qui naissent du ventral comme nous l'avons vu plus haut partent à angle droit pour se diriger aux pieds sétigères. Leur trajet n'a rien de particulier, il est rectiligne. Lorsqu'ils ont rejoint la base du mamelon ils se divisent, émettent de nombreux canalicules qui rampent en s'entrecroisant à la surface interne de la peau. A l'origine de l'estomac, le dorsal se présente généralement avec un volume un peu plus considérable, qu'il conserve assez loin le long de l'intestin, pour ne s'atténuer que vers l'extrémité caudale. Il adhère continuellement au canal digestif dont les lobes le recouvrent un peu par leurs bords libres, ce qui donne à penser au premier coup d'œil qu'il est situé dans la paroi même de l'estomac. Mais il n'en est rien. Jusqu'au niveau de la septième branchie, il n'émet aucune ramification. Plus loin il fournit un tronc à chaque branchie des sept dernières paires.

Vaisseaux nerviens. Ils sont très fins, rectilignes, et situés de chaque côté de la chaîne nerveuse. Ils présentent dans leur trajet des variations, mais pas aussi profondes que celles que nous avons vu exister pour les deux autres canaux longitudinaux. Dans la partie antérieure de l'Arénicole ils aboutissent au cerveau (Fig. 57 *vn*). De celui-ci on voit partir, accompagnant les deux troncs nerveux, deux petits filaments très grêles qui ne se réunissent pas ensemble sur la face ventrale, comme le font les filets nerveux, mais se placent à leur côté et les accompagnent jusqu'à l'extrémité postérieure. Ils reçoivent sur leur parcours de segment en segment, des branches d'autres vaisseaux et sont eux-mêmes réunis entre eux par un lacis vasculaire extrêmement riche qui fait pour ainsi dire fourreau autour de la chaîne ganglionnaire. Examinons les rameaux qui en dépendent. Nous re-

marquons en premier lieu que, dans leur trajet de la face dorsale à la face ventrale de l'animal, il en part de nombreuses ramifications très ténues, s'anastomosant entre elles à la face interne de la peau, puis au moment où ils commencent leur trajet rectiligne, l'irrigation régulière commence. Elle peut être divisée en trois régions; une située en avant des organes de la génération, une autre au niveau de ceux-ci, et une troisième comprenant l'espace entre la seconde paire de branchies et la dernière paire. Plus loin dans la région caudale, ils deviennent tellement fins qu'il est difficile d'en donner une description exacte. Dans la première partie nous les voyons recevoir indirectement leur sang du ventral. Au niveau de la première branche dorso-pédieuse, le ventral fournit une petite ramification qui immédiatement après sa naissance se bifurque; les vaisseaux nerviens reçoivent chacune des branches nouvellement nées. A la hauteur du second et troisième ventro-pédieux, cette branche ne naît plus du ventral, mais du canal qui se rend au pied. Ensuite les choses changent encore en ce sens que le canal naît bien du ventro-pédieux, mais il est unique dans tout son parcours.

Nous arrivons à la seconde région, c'est-à-dire à celle des organes de la génération. Ici, nous voyons que les nerviens reçoivent leur sang de ces organes mêmes. Le liquide leur est amené indirectement par la petite branche pénétrant dans l'organe et dont l'origine, comme nous l'avons vu plus haut, est à chercher dans le ventral. Pour les cinq paires d'organes, les choses se passent de la même manière. Nous avons vu que les branches ventro-branchiales, avant leur terminaison dans le pied branchifère, fournissaient un petit rameau se dirigeant en arrière obliquement vers la face ventrale de l'animal. De l'extrémité de celle-ci part régulièrement deux fins vaisseaux qui vont se jeter dans le même nervien. Ils sont réunis entre eux par de fines anastomoses. Ce qui précède peut s'observer très bien sur la surface externe de l'animal (Fig. 54). Tel est le parcours de ces deux petits canaux qui accompagnent la chaîne nerveuse. Si les branches qui y aboutissent, présentent quelques modifications dans leur arrangement, elles n'en sont pas moins d'une provenance unique, le ventral.

Il reste encore à décrire chez l'Arénicole deux canaux longitudinaux très importants. Ce sont les latéro-intestinaux. De même que pour les précédents, nous les examinerons d'avant en arrière. Les deux sont exactement semblables et semblablement disposés, de sorte que la description de l'un pourra s'appliquer exactement à l'autre. Prenons par exemple celui de droite. A la base du pharynx il est ex-

trêmement fin et forme par ses nombreuses ramifications un lacis dont les mailles vont se mettre en communication avec l'extrémité des deux autres troncs longitudinaux. Puis en augmentant de volume, il parcourt son chemin dans la direction de l'estomac en irriguant amplement les parois de l'œsophage. Nous ne tardons pas à le voir déboucher dans un organe important auquel on a donné le nom de « cœur » (Fig. 50 *c*). C'est un grand réservoir du sang mettant en communication plusieurs canaux et dont la forme est assez complexe. Il est contractile, indication qui nous dit qu'il doit avoir des rapports avec le dorsal. C'est une large dilatation du canal latéro-intestinal, munie d'un appendice allant se jeter dans le ventral. Je n'ai pas pu découvrir en cet endroit de relations directes avec le vaisseau dorsal. Ces cœurs fournissent du sang à quatre paires d'organes dont les fonctions physiologiques sont encore problématiques (Fig. 58 *a*, *b*, *c*, *d*). Trois de ces organes, les postérieurs, ont la forme d'une poire, ou mieux d'un pepin de pomme fortement gonflé. Les canaux sanguins qu'ils reçoivent n'ont pas de parois propres, le liquide nourricier me semble circuler plutôt dans des espaces lacunaires (Fig. 59). Le quatrième organe dont la fonction est tout aussi problématique que les autres est beaucoup plus long ; il affecte la forme d'un tentacule dont la base est sillonnée d'une quantité d'espaces sanguins qui bientôt se réduisent à deux cheminant alors jusqu'à son extrémité libre où il s'amincit au point de disparaître.

Nous avons vu que le cœur émettait une grande branche dont le parcours était un peu oblique, elle va se jeter dans le ventral. Le canal latéro-intestinal, après avoir formé cette grande dilatation, continue encore son chemin en diminuant sensiblement son volume, ce qui fait qu'il ne tarde pas à se confondre avec les canaux péri-intestinaux. Le long de cet estomac il est en communication à la face interne de la paroi avec tous les autres canaux longitudinaux à l'exception du ventral dont nous avons vu les relations et des deux petits nerviens (Fig. 60 *li*). L'estomac des Arénicoles est remarquable au point de vue de sa structure ainsi qu'à celui de sa circulation. Ce qui frappe en examinant une *Arenicola* ouverte, c'est d'abord l'estomac. Il a la forme d'un cône dont la base fait suite à l'œsophage. Il se continue en diminuant de plus en plus de largeur, de telle sorte qu'au niveau de la dernière paire de branchies, il n'a plus que le sixième du diamètre primitif. En outre, ses parois ne sont pas lisses, au contraire, elles présentent de nombreuses boursoufflures, entre lesquelles sont des sillons occupés par des vaisseaux sanguins. Tel est l'aspect extérieur de

l'estomac. Il faut encore ajouter que ces boursouflures sont très régulièrement disposées, de manière que les plus grandes se trouvent rangées du côté dorsal. A l'intérieur de l'estomac on remarque la contre-partie de ces expansions, ainsi qu'une quantité de petites cloisons incomplètes. Si par un trait de ciseaux, mené par la face ventrale, nous ouvrons l'estomac et que nous rabattions les bords de manière que la face interne se présente aux regards, voici ce que l'on observera : Les deux latéro-intestinaux descendent parallèles l'un à l'autre (Fig. 60 *li*) puis, après un certain trajet, se rapprochent de la face dorsale en s'unissant d'un côté au vaisseau dorsal que l'on n'aperçoit presque pas, vu sa position sur l'estomac et non pas dans l'épaisseur de sa paroi ; d'un autre côté, ils se joignent aux deux vaisseaux sous-intestinaux. En effet, le canal sous-intestinal qui commence avec l'estomac et se termine à l'extrémité postérieure de l'intestin, n'est pas simple comme on l'a quelquefois figuré, mais double. Les deux canaux composants sont rendus nettement visibles par l'injection. Ils ne paraissent pas présenter de communications entre eux sur leurs bords internes. Du bord externe, chacun d'eux donne naissance à de nombreux rameaux qui vont se rendre aux latéro-intestinaux. Tous ces vaisseaux émettent encore une infinité de petits canalicules dont les ramifications ultimes finissent par aller former à la surface externe de l'estomac un riche réseau à mailles assez régulières (Fig. 61).

Il nous reste encore quelques mots à dire au sujet des branchies et des canaux en cœcum. Les organes respiratoires, comme nous l'avons vu, sont au nombre de treize paires et se présentent sous une forme contractée ou étalée. Cette dernière est de beaucoup préférable pour l'examen au microscope. A cet effet, lorsque l'animal aura déployé ses branchies, d'un coup de ciseau on en tranchera une à sa base, on pourra alors la porter sur la lamelle du microscope sans qu'elle se contracte. Un faible grossissement nous montrera que la branchie est composée d'environ douze troncs principaux. Ceux-ci en portent d'autres secondaires (Fig. 62 *b*) plus petits et se divisant encore eux-mêmes dans quelques cas. Autour de tous, on remarque une cuticule transparente. Presque tout l'espace intérieur est rempli par les canaux sanguins, ils sont au nombre de deux aussi bien dans les filaments primaires que dans les secondaires. On ne remarque entre eux aucune liaison. Tout à fait à l'extrémité (Fig. 63) ils se continuent directement l'un dans l'autre. Je n'ai pas aperçu des cils vibratiles entourant les filaments branchiaux. Ces derniers sont contractiles et conservent encore cette propriété bien longtemps après avoir été séparés du corps de l'Arénicole.

Quant aux canaux sanguins en cœcum que nous avons vu exister dans le voisinage des pieds, ils offrent une singulière disposition. Ils se présentent sous forme de houppes composées d'un assez grand nombre de filaments. Examiné sous un assez fort grossissement, un de ces filaments présente une partie nue, par opposition à une autre où les parois sont très épaisses et entourent le vaisseau comme d'un manchon (Fig. 64). Ce dernier se trouve composé d'une agrégation de petits corps globuleux, transparents, serrés les uns contre les autres et renfermant dans leur intérieur plusieurs petits corpuscules de couleur brun-rouge. On a considéré ces organes généralement comme des glandes, mais sans en rechercher la structure. Cosmovici (69) les compare un peu aux culs de sac noirâtres qui se trouvent à la face interne du corps de la sangsue médicinale. Pour cet auteur les fonctions physiologiques ne sont pas certaines, il ne peut en aucune manière leur accorder le rôle excrétoire qui leur est attribué.

Terebella Meckelii.

(Planche 22 Fig. 65—66.)

Dans la grande édition du «Règne animal» et dans les «Annales des sciences naturelles», nous avons une très belle représentation du système circulatoire des Térébelliens. de Quatrefages a examiné à ce point de vue la *T. conchilega* et la *T. nebulosa*.

L'espèce que j'ai eu l'occasion d'observer se trouve assez fréquemment dans le golfe de Naples. Elle est facile à distinguer des autres du même genre. La grandeur de ses vaisseaux sanguins en permet assez facilement l'injection. La *Terebella Meckelii* est considérée par Claparède comme voisine de la *T. nebulosa*, et, en effet, à en juger d'après les caractères extérieurs, elle ne doit pas beaucoup s'en écarter. Mais si l'on arrive à comparer le plan du système circulatoire chez ces deux espèces, la ressemblance n'est plus poussée aussi loin. Après avoir tué l'animal par un séjour un peu prolongé dans de l'eau additionnée d'alcool et l'avoir ouvert par la face dorsale, on est frappé à la vue d'un gros vaisseau très court contractile, jouant évidemment le rôle de cœur. Il est situé sur le tube digestif, mais n'y est aucunément adhérent: il est jusqu'à un certain point comparable au dorsal chez les autres Annélides. Antérieurement il devient plus étroit (Fig. 65 *c*) et fournit des ramifications au nombre de trois paires. Celles-ci se rendent directement à la base des branchies. Antérieure-

ment le dorsal se termine sur le pharynx. La portion la plus curieuse de ce vaisseau est certainement la postérieure. Il a un parcours relativement assez court et augmente rapidement de dimension d'avant en arrière. Bientôt il décrit une courbe tendant à rapprocher son extrémité postérieure de l'œsophage, se divise en deux rameaux embrassant chacun un des côtés du tube digestif et décrivant ainsi autour de cet organe un collier sanguin. Au point où ce gros vaisseau se bifurque, il émet intérieurement une branche assez forte, longeant la face supérieure du pharynx sans y être accolée. Elle est destinée à recueillir le sang de l'œsophage. Dans ce but, comme elle n'est pas adhérente dès son origine à cette partie du canal alimentaire, elle détache quelques ramifications qui vont s'épanouir sur cet organe. L'extrémité de la branche principale va se fixer par de nombreux ramuscules à la surface du pharynx. A partir du moment où l'anneau sanguin péri-intestinal est formé, le dorsal doit cesser de porter ce nom, car par sa position il mérite plutôt la dénomination de sous-intestinal. En effet, les deux branches de l'anneau sanguin se rejoignent, et le tronc qui en naît reste accolé à la face inférieure de l'intestin qu'il suit sur un assez long espace.

Le canal alimentaire présente sur presque tout son trajet de petites boursoufflures qui sont interrompues sur les deux flancs par une ligne longitudinale courant sur les deux côtés de l'intestin dans son premier tiers. Au premier abord, j'avais cru que cette ligne latérale serait occupée par un canal comparable à celui qui existe chez les Arénicoles, d'autant plus que l'intestin est assez semblable dans les deux genres pour la forme. Mais il n'en est rien. Malgré beaucoup d'attention et les tentatives d'injection, je n'ai jamais pu découvrir la moindre trace d'un canal dans cette partie du tube digestif. L'anneau péri-intestinal n'est pas unique. Le *sous-intestinal*, après avoir duré pendant quelque temps, décrit un anneau autour de l'intestin et comme conséquence, il en naît un vaisseau dorsal. Celui-ci (Fig. 65 *vd*) se continue alors jusqu'à l'extrémité postérieure de l'animal.

Un tronc plus régulier dans son cours est le ventral. Il est accolé à la surface interne des téguments ventraux et s'étend en ligne droite d'un bout du corps à l'autre (Fig. 65 *vv*). Dans sa région antérieure, il reçoit les branches venant de la base des branchies. On remarque dans cette partie de l'animal trois paires de poches, dont l'antérieure est la plus petite et la postérieure la plus grande. Elles sont considérées comme des organes générateurs. Leur forme et leur position rappellent tout à fait celles que l'on observe quelquefois chez les Aré-

nicoles. Ces organes générateurs présentent cette particularité d'avoir à leur base, disposés sur une ligne, une quantité de filaments sanguins terminés en cœcum, et dont l'extrémité libre flotte dans la cavité du corps. Ils reçoivent leur sang par une branche émanant du ventral. Ce dernier, en continuant sa marche, fournit à droite et à gauche, à espaces assez réguliers, des ramifications qui remontent les côtés de l'intestin sur les parois duquel elles se terminent par quelques fins ramuscules. Chacune des branches ventro-intestinales fournit à son tour un rameau se rendant aux téguments: l'extrémité du premier est couronné par une houppe de filaments en cœcum pareils à ceux qui existent dans le voisinage des organes générateurs. A partir du second anneau sanguin péri-intestinal, le ventral, outre les branches qu'il fournit à l'intestin, en émet une à espaces réguliers: elle va aboutir à un fin filet sanguin presque imperceptible qui court le long de la ligne médiane ventrale et qui est en relation avec le grand sous-intestinal.

Cette description de la circulation chez la *Terebella Meckelii* diffère assez de celle que DE QUATREFAGES nous donne de la *T. nebulosa*, en ce sens, que chez cette dernière nous ne voyons pas de second anneau péri-intestinal. Il s'ensuit naturellement une modification et une divergence que je ne saurais mieux faire ressortir qu'en donnant en peu de mots un aperçu des données de l'auteur. Depuis la partie antérieure de l'animal jusqu'au premier anneau sanguin, les deux systèmes sont parfaitement identiques. Chez la T. nébuleuse, après le premier circuit péri-intestinal, nous avons la formation du canal sous-intestinal qui se continue alors sans interruption jusque vers l'extrémité du corps de l'animal, il n'y a pas trace de second anneau sanguin. On comprend aisément d'après cela que si extérieurement les espèces *Meckelii* et *nebulosa* sont voisines, il n'en est plus de même si l'on compare entre eux les organes de la circulation.

Il reste encore à parler des organes respiratoires. Il se composent de trois paires de branchies céphaliques placées les unes derrière les autres. Elles sont céphaliques en ce sens qu'elles sont situées sur la partie antérieure du corps, mais non, comme chez les Siphonostomes, implantées tout à fait à l'extrémité et se dirigeant en avant; elles sont sur la face dorsale de l'animal. Le volume de ces branchies va en diminuant d'arrière en avant. Elle se composent chacune à la base d'un tronc assez volumineux, supportant une quantité de prolongements s'étendant dans toutes les directions, ce qui donne à l'ensemble de l'organe l'aspect d'un buisson. Le tout est contractile, aussi bien le tronc que les rameaux: la contractilité varie dans de grandes limites.

Lorsqu'on a coupé une des terminaisons branchiales sur un individu bien vivant et qu'on la porte pour l'examiner sur la lame du microscope, on la voit pendant longtemps encore se contracter et s'étendre de la même manière que lorsqu'elle attenait au reste de la branchie. Au sujet de la Térébelle de Meckel, Claparède ne dit aucun mot des branchies, il ne les mentionne pas, mais dans sa description de l'*Heteroterebella* nous lisons: « Les branchies très contractiles et dépourvues de cils vibratiles comme celle des autres Térébelliens » . .etc. Or, je crois pouvoir m'opposer à cette donnée, car chaque fois que j'ai examiné des fragments de branchies, j'ai toujours rencontré des cils vibratiles (Fig. 66), et en particulier sur les extrémités libres de chaque rameau. L'extrémité d'un de ceux-ci est couverte de cils vibratiles qui se montrent rangés par petites touffes. Les deux canaux sanguins branchiaux se distinguent très nettement, ils présentent sur la face extérieure de petites boursoufflures faciles à observer et se continuent directement l'un dans l'autre.

Spirographis Spallanzanii.

(Planche 22 Fig. 67—70.)

Nous devons à Claparède une étude détaillée et minutieuse de cette Annélide. Elle se rencontre abondamment dans le port militaire de Naples où elle vit attachée à la coque des vaisseaux.

Dans le *Spirographis*, nous avons à distinguer deux régions bien tranchées: La partie antérieure occupée par les filaments branchiaux et le corps ou partie abdominale. On ne connaît dans cette Annélide sédentaire qu'un vaisseau longitudinal bien constitué, c'est le ventral. Il s'étend à peu près d'une extrémité du corps à l'autre. Dans la région antérieure ou thoracique, il n'existe plus sous forme de vaisseau, mais se résout en petites branches, circonstance due à ce que dans ce groupe d'Annélides les branchies ne contiennent qu'un seul canal sanguin, ce qui fait, comme Claparède le mentionne dans ses «Recherches sur la structure des Annélides sédentaires» que le mélange du sang veineux et artériel se forme dans ce plexus et non dans les filaments branchiaux. Le canal ventral a partout le même diamètre, il est accolé à la peau et traverse les dissépiments qui séparent les segments. Dans l'intervalle entre deux cloisons, le vaisseau ventral dans la plus grande partie de son parcours, c'est-à-dire depuis la région thoracique à l'extrémité du corps émet de chaque côté un rameau; celui-ci naît di-

rectement derrière le septum (Fig. 67 *a*), décrit une quantité de sinuosités, puis suit le bord inférieur de la cloison pour aller se rendre dans le voisinage de la base du faisceau de soies. Celui-ci traverse complétement les téguments et la base vient se loger dans la cavité periviscérale, elle est attachée à quelques muscles qui permettent au faisceau tout entier de rentrer un peu, ou de se projeter en avant sans dépasser de grandes limites. Autour de la base de ces soies, ce canal, émis du ventral et que l'on peut considérer comme ventro-pédieux, fournit une quantité de ramuscules s'étendant dans toutes les directions et dessine ainsi un peloton de fins canaux enchevêtrés dont quelques-uns se détachent pour aboutir au rebord qui supporte une rangée de crochets disposés longitudinalement et serrés les uns contre les autres.

Une particularité extrêmement remarquable des Serpuliens, c'est d'avoir le canal digestif entouré d'une gaîne vasculaire dans laquelle vient se jeter un canal qu'on pourrait considérer comme l'analogue du dorso-pédieux chez les *Nephthys*. DE QUATREFAGES fait mention en termes encore peu précis de cette gaîne chez les *Fabricia*. Cette importante observation fut le point de départ de l'étude réelle du système circulatoire des Serpuliens, car sans elle, il est impossible de se faire une idée juste de la marche du sang chez ces animaux.

Chez le *Spirographis Spallanzanii* nous retrouvons cette gaîne bien developpée, elle entoure l'intestin. Avant de discuter la dérivation de ce curieux organe il me reste encore à parler de deux canaux longitudinaux dont ni MILNE EDWARDS ni CLAPARÈDE ne font mention. Si on enlève avec soin la peau dorsale chez un *Spirographis* mort depuis quelques heures, on trouvera de chaque côté de la ligne médiane dorsale, un vaisseau parfaitement visible, d'assez grande dimension, à parois propres. Ce vaisseau règne sur le corps de l'animal, son trajet n'est pas rectiligne, mais il décrit à espaces réguliers dans chaque segment une courbe (Fig 68 *a*). Il ondule de la même manière que les vaisseaux latéraux chez la sangsue médicinale. En outre, dans chaque segment, il émet deux branches, l'une prenant naissance du côté externe de chaque angle sortant, l'autre du côté interne de chaque angle rentrant. La première descend les parois du corps et va se ramifier dans la peau de la face latérale et en partie près de la base des soies en crochet. La seconde marche dans la direction de la ligne médiane dorsale; les deux branches de vis-à-vis vont à la rencontre l'une de l'autre. L'on s'attend à ce qu'elles se rejoignent ou se jettent dans un vaisseau dorsal. Mais de vaisseau dorsal, il n'en existe point. MILNE EDWARDS en a figuré un dans la *Sabella unispira*. CLAPARÈDE

contredit cette manière de voir en disant qu'il est: «obligé de déclarer que ces auteurs se sont trompés et que le vaisseau qu'ils ont figuré d'une manière si nette n'existe pas.» De même que l'auteur précité, jamais je n'ai réussi à mettre en évidence le vaisseau dorsal, car je ne pouvais admettre sa disparition, tandis que nous avions encore des branches qui paraissaient s'y déverser. Ce n'est qu'après avoir examiné des coupes au microscope, tenté des injections, que je compris la phrase de Claparède: «Toute une série de familles d'Annélides sédentaires offrent la particularité d'avoir l'intestin inclus dans une gaîne vasculaire jouant le rôle de vaisseau dorsal».

La partie antérieure du *Spirographis* est occupée par les filaments branchiaux. Ils sont très longs, un peu mobiles et ne présentent pas la même coloration chez tous les individus. On remarque généralement des taches violettes et blanches régulièrement disposées sur les filaments. Les branchies du *Spirographis* sont au nombre de deux; une est, pour ainsi dire, rudimentaire. L'autre s'élève élégamment en spirale dont le nombre de tours est variable. Les branchies ne sont pas contractiles, car elles renferment dans leur axe une baguette cartilagineuse. Cette dernière a été vue et décrite entre autres par Grube, de Quatrefages et Claparède. En examinant un de ces longs filaments branchiaux, nous le voyons dépourvu de cils vibratiles. Le squelette cartilagineux est composé de cellules allongées, à grand axe perpendiculaire à celui du filament. Il supporte à espaces réguliers des barbules également cartilagineuses. Celles-ci sont élargies à leur base en forme de massue; elles supportent une pile de cellules, allant en s'allongeant de plus en plus à mesure qu'elles arrivent près de l'extrémité libre de la branchiole. Un seul gros vaisseau sanguin court dans le filament branchial (Fig. 69). Il est d'assez forte dimension et envoie autant de ramifications qu'il y a de branchioles. Chacune de celles-ci (Fig. 70) renferme dans son intérieur un canal sanguin unique accolé au squelette cartilagineux. Les cils vibratiles qui ornent ces branchioles sont bien visibles, même sur des animaux conservés à l'alcool. D'un côté, ils sont petits, serrés les uns contre les autres, tous à peu près d'égale longueur; il se meuvent par un mouvement vibratoire énergique de leur extrémité libre. De l'autre côté se trouvent des cils vibratiles d'une autre forme. Ils peuvent être huit à dix fois plus longs que les précédents et sont ployés sur eux-mêmes par le milieu. De temps en temps, lorsqu'on les examine vivants sous la lentille du microscope, on en voit un qui se déploie brusquement comme un ressort, s'allonge entièrement, puis il se recourbe de telle ma-

nière que souvent il produit l'aspect d'une petite massue, dont la partie élargie est formée par l'anse décrite dans le ploiement. C'est la première Annélide de celles que nous avons observées, dans laquelle nous rencontrons un seul canal à l'intérieur de la branchie. Evidemment cette particularité entraîne des conséquences au point de vue de l'oxygénation du sang. Ce phénomène ne peut s'opérer aussi complètement que chez d'autres Annélides et c'est ce qui explique le si grand développement en surface de l'appareil respiratoire comparé à la grandeur du corps de l'animal.

Claparède a donné une bonne explication de la marche du sang et a expliqué comment se mélangeaient le sang veineux et le sang artériel dans ce plexus sanguin où débouchent les grands courants sanguins.

Protula intestinum.

(Planche 22 Fig. 71—74.)

Une autre Annélide voisine du *Spirographis Spallanzanii* est la *Protula intestinum*. La forme du corps de ces deux Annélides tubicoles est assez semblable, la couleur en est différente, ainsi que la nature du tube dans lequel ces animaux sont logés. L'on doit aussi s'attendre quelque peu à rencontrer des dispositions semblables dans l'arrangement du système vasculaire.

La *Protula intestinum* a été l'objet d'un moins grand nombre de recherches anatomiques, vu sa rareté et la profondeur à laquelle elle habite. Chez cet animal, on peut distinguer trois régions bien tranchées: Les branchies, la région thoracique et la région abdominale. Les branchies sont disposées dans le même plan que chez le *Spirographis*. Les filaments sont d'une excessive contractilité. Leur couleur est d'un beau rouge jaune: lorsque l'animal est tranquille au fond d'un bocal, on le voit petit à petit étaler ses branchies; elles présentent alors un magnifique aspect, le bout de chaque filament tend à se recourber sur lui même. La *Protula* vient-elle à être inquiétée d'une manière quelconque, vite elle disparaît en un clin d'œil, contracte ses branchies et on ne voit plus que le tube blanchâtre qui lui sert de demeure.

Parmi les dessins figurés par les auteurs, je n'ai pas rencontré de représentation d'une *Protula intestinum* entière, c'est pourquoi je me permets d'en donner une ici (Fig. 71). L'animal est dessiné de grandeur naturelle, sorti de son tube, et ayant ses branchies étalées. Un procédé fort simple pour chasser de leur demeure les *Protula*, sans les blesser, consiste à casser la plus petite extrémité du tube, puis, de

souffler fortement dans la portion où se trouve l'animal; celui-ci sous la pression de l'air sort lentement. Il est à remarquer que l'appareil respiratoire se détache du corps avec une extrême facilité. Au premier abord la face ventrale est assez difficile à distinguer de la face dorsale, mais on peut toujours s'orienter en examinant la position du sillon copragogue. Celui-ci est toujours bien accusé. La partie thoracique est munie de chaque côté d'une membrane flottante, très mince, portant des faisceaux de soies courtes ne la dépassant pas. C'est dans cette région seule du corps qu'une injection des canaux est pratiquable. Le vaisseau ventral venant à passer immédiatement sous la peau se laisse voir sur une assez grande étendue à travers les téguments. Sa dimension est largement suffisante pour permettre l'entrée de la pointe d'une fine canule de verre. La matière qui fournit le meilleur résultat dans ce cas est le bleu de Prusse soluble. Ce canal ventral envoie dans la région thoracique cinq paires de rameaux sanguins. Ceux-ci vont irriguer la surface des téguments de la partie ventrale, puis la membrane flottante qui s'étend sur chaque côté. La surface de la peau est très bien vascularisée, par le ventral d'un côté, et de l'autre par les cinq paires de branches déjà mentionnées. Les branches qui se rendent au voile membraneux sont très visibles sans injection, on peut les suivre sous la loupe assez loin dans leur course. Elles partent à angle droit du ventral, ont un cours sinueux et deviennent de plus en plus fines, en même temps qu'elles émettent un plus grand nombre de ramifications (Fig. 72). Celles-ci en fournissent à leur tour de plus délicates qui, par leur entrecroisement, vascularisent d'une manière étonnante ces deux lames latérales ainsi que la partie où elles se relient ensemble c'est-à-dire au bas de la région thoracique, où la vascularisation paraît être poussée à un degré encore plus avancé. Cette membrane d'une finesse extrême, ondulant au moindre mouvement de l'eau, cette richesse de vaisseaux largement en contact avec l'air dissout dans l'eau, tout cela donne à croire que ces parties de l'animal ont évidemment pour fonction d'achever l'oxygénation du sang qui ne se fait pas d'une manière assez complète dans les filaments branchiaux, puisque ceux-ci, comme nous venons de le voir, ont la même conformation que ceux du *Spirographis Spallanzanii*. Si nous poursuivons l'un de ces cinq canaux qui sortent du dorsal dans la région thoracique, nous le voyons, bientôt après avoir fourni la branche au voile membraneux, remonter entre l'intestin et les muscles en restant intimément soudé à la masse de ces derniers. Il décrit quelques circonvolutions, puis va déboucher dans la gaîne vasculaire qui entoure

l'intestin. Nous ne retrouvons la même particularité que chez le *Spirographis* et non moins bien marquée.

Chez la *Protula*, la région thoracique est évidemment l'homologue de celle que l'on observe chez les *Spirographis*, mais elle est d'une dimension beaucoup plus volumineuse. Elle comprend environ le cinquième de la longueur du corps de l'animal. Néanmoins on est porté, d'après la distribution des vaisseaux sanguins, à ne lui accorder que cinq ou six segments, nombre que l'on retrouve également chez le *Spirographis*. Chez ce dernier, ces segments sont de dimensions égales à ceux de la partie antérieure de la région abdominale, ce qui est bien loin d'être le cas pour la *Protula*. Dans la portion abdominale la disposition des canaux sanguins se simplifie un peu et ressemble à ce que nous avons observé chez le *Spirographis*. Dans chaque segment, il part du canal ventral une ramification allant se rendre au pied; sur sa route elle fournit de nombreux ramuscules aux muscles. Du pied, part une autre branche allant aboutir dans la gaîne sanguine entourant l'intestin.

Comme nous l'avons déjà dit, les filaments branchiaux sont très contractiles ainsi que les branchioles qu'ils portent. Cela s'explique par le manque des pièces squelettiques cartilagineuses que nous avons observées chez le *Spirographis*. Chez une *Protula* qui a ses branchies étalées, on peut très bien observer l'arrivée du sang dans les filaments. Toutes les quinze secondes environ, on voit le liquide arriver, injecter à la fois tous les filaments y séjourner quelques secondes, puis se retirer. Les filaments ainsi que les branchioles ne contiennent qu'un seul vaisseau (Fig. 73); il est impossible d'y distinguer une artère et une veine. Le filament branchial porte une quantité de petites branchioles, dont la longueur diminue à mesure que l'on arrive vers l'extrémité libre du filament. Celui-ci ne porte pas de cils vibratiles. Le canal sanguin qui court dans son intérieur est relativement petit comparé à celui du *Spirographis*. Les branchioles (Fig. 74) ne m'ont paru porter des cils vibratiles que d'un seul côté; ceux-ci sont longs et tous de même dimension.

Nephthys scolopendroides.

(Planche 22 Fig. 75—81.)

La *Nephthys* se rencontre assez fréquemment dans le golfe de Naples où elle vit dans le sable de la côte de Mergellina. On rapproche généralement le système circulatoire des Nephthydiens de celui des Néréïdiens. Il n'y a guère que Milne Edwards qui en ait donné une

description détaillée. Claparède s'étend sur la branchie latérale. de Quatrefages n'en dit que peu de mots, qu'il emprunte à la description de M. Edwards.

Nous retrouvons les deux vaisseaux principaux, c'est-à-dire le dorsal et le ventral. Ils sont à peu près d'égale dimension et s'étendent d'une extrémité du corps à l'autre. Le dorsal est placé immédiatement sur l'intestin auquel il est accolé (Fig. 76 *vd*). Son diamètre est à peu près toujours le même, il ne présente aucune dilatation, aucun renflement auquel on puisse donner le nom de cœur. A chaque segment dans la plus grande partie de son cours il fournit une paire de ramifications, lesquelles vont donner du sang aux rames des pieds. Ces branches naissent à espaces réguliers à peu près au milieu de chaque segment, depuis l'extrémité postérieure du corps jusque près de la base de la trompe, où l'intervalle qui sépare deux points d'origine voisins devient de plus en plus restreint. Si on examine un animal ouvert par la face dorsale et ayant la trompe rentrée (Fig. 75) il ne sera pas difficile de voir que ces ramifications de la base de la trompe s'étendent d'arrière en avant, et que chacune d'elles va aboutir à la partie postérieure du pied correspondant. La première de ces branches, en considérant l'animal depuis la tête, ne se rend pas au premier pied comme on pourrait s'y attendre mais au 20me environ. Cela se comprend, car la partie interne de l'animal comprise entre l'extrémité antérieure et le 20me pied est soumise à chaque instant à de grands mouvements causés par la sortie et la rentrée de la trompe. Ces mouvements entraîneraient la rupture du dorsal et de ses ramifications, si elles étaient construites sur le même plan que dans le reste de l'animal. Ces branches latérales, ou dorso-pédieuses, sont très fines mais très résistantes. Elles se laissent allonger dans de grandes limites sans se rompre, et de même que les gros vaisseaux ne perdent que très peu de sang lorsqu'elles viennent à être coupées. Cette dernière propriété est d'une grande utilité pour l'étude du système circulatoire, car elle permet très bien d'étudier les canaux sur des tronçons séparés du corps. Il est souvent difficile d'obtenir une *Nephthys* tuée qui soit entière ; car l'animal mis dans des liquides tels que l'eau additionnée de quelques gouttes de chloroforme ou d'un peu d'alcool, et même quelquefois lorsqu'elle est tourmentée dans l'eau de mer, exécute des mouvements tels que son corps se casse net en plusieurs segments pouvant continuer à vivre encore pendant assez de temps.

Chaque branche dorso-pédieuse environ après un tiers de son trajet détache de son côté interne un rameau qui a pour mission d'envoyer du

sang ou de le recueillir des parois de l'intestin. A cet effet, au moment où il se met en contact avec la partie externe du tube digestif, il se divise en deux branches (Fig. 76 *i*) qui s'écartent l'une de l'autre, suivant une ligne à angle droit du canal d'où elles dérivent; elles forment sur la paroi latérale de l'intestin un rameau qui, quelquefois, lorsqu'il est gorgé de sang, pourrait aisément se prendre pour un latéral ayant émigré de la place normale qu'il occupe chez les Hirudinées, c'est-à-dire près des téguments, et qui se serait rapproché de plus en plus de la ligne médiane longitudinale du corps jusqu'à venir se fixer sur les parois de l'intestin. Mais ce n'est nullement le cas. Ce vaisseau abonde en ramifications cheminant dans toutes les directions, elles s'entrecroisent et irriguent ainsi les parois du canal alimentaire d'une manière très complète. Chez les auteurs que j'ai cités précédemment, je ne trouve rien à ce sujet.

Le dorsal, comme nous l'avons vu, adhère à la partie dorsale du tube digestif, depuis l'extrémité postérieure de l'animal jusqu'à la base de la trompe, où il s'élargit en un léger renflement. A partir de ce point, il s'élève directement pour s'attacher à la face interne de la peau (Fig. 75) qu'il ne quitte pas jusqu'à l'extrémité antérieure de l'animal où il se bifurque. Les deux nouvelles ramifications cheminent côte à côte en rebroussant chemin jusqu'à l'extrémité postérieure de la trompe. On peut se demander si elles appartiennent au système dorsal ou au système ventral. Pour les suivre dans leur course, il est nécessaire d'enlever les muscles qui les recouvrent. Dans cet endroit, c'est-à-dire sur la ligne médiane dorsale du commencement de la trompe, ces deux canaux sont tellement rapprochés qu'un examen superficiel donnerait à croire qu'ils se rejoignent. Il n'en est pas ainsi, et ici je diffère du dessin donné par Milne Edwards dans le «Règne animal, publié par Victor Masson,» où les deux branches sont figurées comme réunies entre elles par un petit pont. Un deuxième point, où cette figure ne concorde pas avec les miennes, est relatif à l'extrémité antérieure du dorsal, que cette même planche nous montre se ramifiant dans la peau et ne se continuant nullement dans les deux rameaux que nous avons décrits; ceux-ci semblent alors prendre leur origine au milieu des muscles de la trompe. Nous voyons donc qu'ils sont nettement séparés l'un de l'autre: puis en décrivant brusquement un angle droit ils descendent en contournant cette partie de la trompe et dessinent à peu près au milieu de leur circuit une anse très sinueuse non interrompue (Fig. 78 *a*), dont la convexité se dirige antérieurement. Milne Edwards l'a interprétée autrement que moi. Cet auteur représente ce même canal contournant

directement la trompe et émettant deux filets très séparés qui probablement vont aboutir aux muscles ou aux parois de la trompe; mais d'anse il n'en est nullement question. Ce vaisseau après avoir décrit cette anse, continue à descendre pour aller se jeter dans le ventral. C'est à ce point, variable de position suivant l'état de la trompe de l'animal, que l'on place ordinairement l'extrémité du canal ventral. Celui-ci est donc librement et ouvertement en communication avec le dorsal. Nous ne remarquons pas ce système très développé de capillaires des autres Annélides.

Le ventral s'étend en conservant toujours le même diamètre. Il est un peu plus petit que le dorsal, mais fort peu. Il est simple; sous ce rapport je diffère beaucoup de DE QUATREFAGES, lorsqu'il dit en rapportant les observations de MILNE EDWARDS: «L'appareil vasculaire des Nephthys ressemble beaucoup à celui des Néréides. Toutefois le vaisseau ventral est ici remplacé par deux troncs distincts.» Il s'ensuit qu'il y aurait deux ventraux pour ces deux auteurs. Je n'en ai jamais observé qu'un. Il est attaché à la face inférieure de l'intestin, position qui ne se remarque pas généralement, car nous avons vu que de préférence il est contigu à la peau ou libre dans le corps. Ce que peut-être les deux auteurs précités regardent comme vaisseaux ventraux, est ce que nous avons vu exister chez d'autres Annélides en même temps qu'un ventral dans sa position normale, c'est-à-dire les deux nerviens ou latéraux de la chaîne.

Du canal ventral ou intestinal inférieur, part une branche pour se rendre à la base du pied (Fig. 77 *vp*), mais elle ne va pas rejoindre l'extrémité de la dorso-pédieuse; elle en est séparée par un tronc de communication (*a*) assez gros, qui descend dans chaque segment le long de la paroi latérale du corps de l'animal. Ces rameaux, auxquels on pourrait donner le nom de ventro-pédieux, ne commencent qu'au niveau du 27e segment environ. Au point où ce canal joint l'extrémité inférieure du tronc sanguin latéral, nous voyons partir une petite ramification extrêmement délicate, se rendant dans le voisinage de la chaîne ganglionnaire, ce qui nous indique déjà la présence de deux canaux nerviens (Fig. 77 *b*). Ceux-ci sont très difficiles à mettre en évidence, vu leur petitesse et leur position sous les muscles ventraux. Ils s'étendent d'une extrémité du corps à l'autre. Dans la plupart des individus que j'ai examinés, j'ai rencontré sur le trajet des branches ventro-pédieuses des masses d'œufs non contenus dans une enveloppe (c'était en février). Ceux de la surface paraissaient plus mûrs que les autres et tombaient avec une extrême facilité dans la cavité générale du corps

du segment. De ces amas ainsi régulièrement disposés sortaient une quantité de petits canaux sanguins dont les extrémités libres, terminées en cœcum, flottaient dans la cavité périviscérale. En détachant soigneusement une de ces masses, il était facile de constater que ces canaux pénétraient entre les ovules, y décrivaient de nombreuses sinuosités (Fig. 79) et que tous dépendaient du tronc ventro-pédieux.

Pour terminer la description de l'appareil circulatoire de la *Nephthys scolopendroides*, il me reste encore à parler des branchies et des pieds. Ces derniers sont biramés (Fig. 80). Les deux rames séparées par une enchancrure en forme de demi-cercle, sont formées de mamelons dont les uns supportent un faisceau de soies. Sous certains points de vue la base de ces mamelons peut être regardée comme remplissant un très faible rôle dans l'acte de la respiration. En effet, ils sont sillonés intérieurement par un réseau sanguin très développé, dont quelques mailles se trouvent tout près des téguments externes, et ainsi en contact plus ou moins immédiat avec l'eau de mer. D'un autre côté, il est plus probable, ainsi que cela se remarque chez d'autres Annélides, que ce réseau vasculaire a pour principale mission de baigner la base des soies et de leur fournir les éléments nécessaires à leur construction. Au côté inférieur de la rame supérieure est attachée la branchie. C'est un organe cylindrique, en forme d'anse, logé dans l'échancrure qui sépare les deux rames et protégé ainsi par celles-ci. Ces branchies, vu leur grosseur et leur couleur, ont été vues et mentionnées par les auteurs. DE QUATREFAGES décrit dans cet organe respiratoire un seul vaisseau très volumineux, s'étendant d'une extrémité à l'autre. Cette donnée n'est pas exacte, ainsi que l'a fait remarquer CLAPARÈDE, et celui-ci en donne une description concordant à peu de choses près avec ce que j'ai observé. Cet organe respiratoire, étant d'assez grande dimension, se laisse facilement détacher à sa base par un coup de ciseaux, de sorte que l'on peut facilement l'examiner sur un porte-objet à l'aide de faibles grossissements (Fig. 81). La surface de la branchie est ornée de cils vibratiles disposés selon CLAPARÈDE en deux rangées. Mais ils m'ont toujours semblé réunis en petites touffes s'étendant jusqu'à l'extrémité libre de l'organe. Intérieurement la branchie est creusée d'un canal dans lequel circulent les vaisseaux au nombre de deux, considérés l'un comme artère, l'autre comme veine; à leur entrée dans le canal, on remarque dans leur voisinage plusieurs petits cœcums sanguins ayant peut-être pour but de ralentir la marche du sang avant son entrée dans l'organe

respiratoire et lui permettre de séjourner plus longtemps dans celui-ci. Comme Claparède l'a déjà décrit, les deux canaux sanguins se résolvent en un réseau fort complexe. Ce réticulum est quelquefois difficile à observer, mais dans le cas le plus favorable il se présente tellement enchevêtré qu'il est impossible de suivre les deux canaux d'un bout à l'autre. Ils décrivent une foule de sinuosités, passent l'un au-dessus de l'autre, se croisent dans toutes les directions, montent, descendent et ce n'est que près de l'extrémité libre de l'organe, qu'on peut de nouveau les distinguer. Ils cheminent alors parallèlement l'un à l'autre, deviennent de plus en plus fins, puis passent de l'un à l'autre en décrivant une courbe très vive; car le peu d'espace dans lequel ils sont logés ne leur permet pas de décrire des sinuosités, comme dans le reste du corps de la branchie.

La *Nephthys* ne laisse pas distinguer à la surface de sa peau un réseau sanguin comme cela se remarque à la surface d'autres Annélides. Cela ne veut pas dire qu'il n'existe pas. La finesse des canaux principaux ne permettant pas de pousser une injection, l'examen de cet animal ne nous révèle que les canaux d'un diamètre relativement un peu grand. Si il existe un système sanguin superficiel, il doit être très restreint et ne pas se trouver tout à fait à la surface, car la couleur du sang le trahirait sous la loupe. D'un autre côté, on ne voit pas bien l'utilité d'un système sanguin superficiel très développé, aussi développé que chez une Annélide voisine, la *Nereis*, car la *Nephthys*, par ses nombreuses branchies bien développées pourvoit amplement à l'oxygénation du sang.

Nereis.

On rapproche généralement les *Nereis* des *Nephthys*. Le système circulatoire de ces deux Annélides est assez semblable dans ses grands traits. Mais dans les détails, nous rencontrons des différences assez notables. L'absence totale des branchies entraîne naturellement des modifiations et une déviation dans le plan du système circulatoire.

Le vaisseau dorsal est rectiligne et plus adhérent à la face interne de la peau qu'à l'intestin. Il a partout le même diamètre. On l'aperçoit aisément par transparence à travers la peau de la face dorsale. Le sang arrive d'arrière en avant jusque dans le lobe céphalique où le vaisseau n'a pas diminué de grosseur, contrairement à ce que l'on observe dans la majorité des Annélides. Dans chaque segment, il fournit deux branches dont l'une va au pied et l'autre répartit le sang à la surface de l'intestin. Ce dernier canal a un diamètre beaucoup plus con-

sidérable que le premier. Il décrit immédiatement après sa naissance de nombreuses sinuosités et pénètre dans l'enveloppe intestinale sur la face dorsale. Dans le voisinage de la tête cette disposition change et il fournit des branches allant se jeter directement dans le ventral. Elles ont été figurées par Milne Edwards dans la *Nereis* de Harasse. Je ne reviendrai pas non plus sur les deux paires de corps à structure particulière, placés sur les côtés du pharynx et que j'ai parfaitement trouvés dans la *Nereis* que j'avais entre les mains.

Du ventral part à chaque segment une paire de branches destinées à irriguer l'intestin. Ces ramifications très grosses à l'origine, émettent une quantité de petits canaux qui, s'unissant avec leurs voisins provenant du dorsal, déterminent la formation d'un réticulum extrêmement riche à la surface de l'intestin. Arrivé au niveau du pharynx, le ventral se divise en deux branches courant le long de cet organe d'arrière en avant; elles vont rejoindre l'extrémité du dorsal dans le lobe céphalique, après avoir chacune été mise en relation avec les sacs sanguins qui se trouvent dans cette région.

Cette Annélide ne possède pas de branchies. La respiration est entièrement cutanée. Les pieds sont construits un peu sur le même plan que ceux des *Nephthys*, mais ils ne présentent pas cette profonde échancrure qui les divise en deux rames. Ils possèdent plusieurs mamelons susceptibles d'être classés en trois catégories: ceux qui portent les soies, ceux qui sont parcourus par les canaux sanguins, et ceux qui, ne présentant aucune particularité extérieure, ont peut-être une fonction nerveuse. Les seconds seuls nous intéressent. Ce sont ceux qui, par la position à leur intérieur de canaux courant dans toutes les directions, assurent à l'animal l'oxygénation du sang. Ces mamelons ne portent ni soies, ni crochets; ils jouent évidemment le rôle de branchies et avaient été désignés sous ce nom par Savigny.

Siphonostoma diplochaïtos.

(Planche 22 Fig. 82—94.)

Sous le rapport du système circulatoire, le Siphonostome est une des Annélides les plus curieuses à étudier. De même que chez l'Arénicole, nous trouvons ici des modifications assez profondes dans ce système, suivant la région de l'animal que l'on considère. La cause de ces différences est facile à trouver, elle découle de l'irrégularité de symétrie des organes de nutrition. Tandis que chez la grande majorité des Annélides, nous observons un canal alimentaire s'étendant directement

d'une extrémité à l'autre de l'animal, muni ou non à droite et à gauche d'appendices pairs, en un mot présentant une symétrie bilatérale à peu près parfaite; ici, au contraire, nous remarquons une assymétrie. Nous avons des replis du canal alimentaire dans sa partie antérieure et moyenne, comme si le Siphonostome, étant trop court pour contenir son tube digestif déployé, celui-ci avait dû pour trouver place décrire plusieurs sinuosités. A cela s'ajoute un estomac réniforme assez considérable. Cela se présente sans exceptions, ce n'est pas une anomalie, chez tous les Siphonostomes on peut l'observer.

L'animal dont nous allons décrire le système circulatoire, a été relativement l'objet d'un petit nombre de travaux. Ceci paraît assez étonnant et pourrait s'expliquer si les exemplaires étaient d'une grande rareté. Mais c'est tout le contraire, ils se rencontrent en abondance. Deux coups de filet vis-à-vis de Pausilippe ont ramené d'une profondeur d'environ soixante-cinq mètres plus de 550 de ces Annélides.

Le Siphonostome, peu étudié, a été tour à tour classé dans un groupe, puis retiré pour être placé dans un autre, si bien, qu'aujourd'hui encore, il est difficile de lui donner une place exacte, car ses caractères permettent de le ranger à côté de quelques Annélides différentes entre elles. Claparède en dit: «On est généralement d'accord pour reconnaître les chlorèmes de Dujardin comme synonymes des Siphonostomes d'Otto.» Or, en consultant l'ouvrage de de Quatrefages **(51)**, on voit que ce chlorème, bien que présentant une forme extérieure assez semblable à celle du Siphonostome, s'en écarte énormément lorsqu'on soumet à un examen comparatif les organes internes de ces deux animaux. Qu'il me soit permis d'insister un peu sur les points de divergence entre ces deux Annélides, ce qui me permettra de donner quelques renseignements sur le Siphonostome et d'établir ainsi quelques-uns des caractères de cette Annélide du Golfe de Naples (Fig. 94).

D'après de Quatrefages les branchies du chlorème sont au nombre de huit à dix de chaque côté et ressemblent à autant de petites lanières vertes. Chez le Siphonostome on en compte plus de vingt de chaque côté. Le chlorème de Dujardin est d'une parfaite transparence et à peine légèrement teinté de brun jaunâtre antérieurement. Notre Annélide est transparente postérieurement, immédiatement à partir du point où l'intestin s'est recourbé. En avant, le corps est opaque, la peau du côté dorsal est fortement pigmentée et parsemée d'une quantité de petites taches blanches, de forme ronde ou ovale, dont le

grand axe est perpendiculaire à la longueur de l'animal. Quant aux poils, DE QUATREFAGES dit qu'ils recouvrent le corps tout entier à l'exception de la face ventrale: chez le Siphonostome, les poils englobés dans une matière continue semblable à de la gelée parfaitement transparente, se présentent sur toutes les parties du corps en grande abondance, excepté dans le voisinage de la bouche et des deux tentacules, où ils font complètement défaut. Nous voyons par ce qui précède que ces deux espèces sont loin d'être synonymes. Quant au système circulatoire, on le rapproche aussi de celui des chlorèmes. Nous verrons plus loin, après avoir donné une description de ce système, ce que l'on doit penser de ce rapprochement.

Le Siphonostome est un animal qui se décompose extrêmement rapidement après la mort, de sorte qu'on est obligé, lorsqu'on veut faire de longues recherches, de l'observer à l'état vivant, mais plus ou moins engourdi. Le choix du liquide dans lequel on le dépose pour le tuer, n'est pas indifférent, car, par ses contractions et ses torsions, l'animal ne tarde pas à se couper en deux, et immédiatement l'intestin et les organes génitaux font irruption. Le corps du Siphonostome se trouvant toujours abondamment entouré d'une masse transparente semblable à de la gelée, il serait assez difficile de faire des observations sur les organes internes, si préalablement on n'avait pas enlevé cette enveloppe. Au commencement, je tentai de l'ôter sur l'animal bien vivant en la coupant près de la peau. Mais à chaque coup de ciseaux, le Siphonostome faisait de tels mouvements, que son corps finissait par se rompre. Il se tordait comme un ver de terre que l'on aurait coupé en plusieurs fragments. Il fallut recourir à un autre procédé. A l'eau de mer dans laquelle l'animal se trouvait, j'ajoutai quelques gouttes d'alcool. Après une demi-heure, tout mouvement avait cessé, l'engourdissement était tel que je pouvais pincer, tourmenter l'animal sans qu'il présentât le moindre mouvement. Je le mis sur une plaque de verre et enlevai cette enveloppe morceau par morceau. Je ne tardai pas à voir qu'en prenant les bords libres laissés par l'incision faite antérieurement dans cette gelée et les retournant sur eux-mêmes, on pouvait en les tirant en arrière retourner cette enveloppe comme un doigt de gant jusqu'à l'extrémité postérieure de l'animal. Il n'en reste plus trace; les poils englobés dans cette masse se détachent avec elle, et il n'est pas rare de rencontrer des soies qui y sont restés prises.

Ce qui frappe en premier lieu en ouvrant un Siphonostome par une fente longitudinale pratiquée sur la face dorsale, c'est la présence

d'un gros vaisseau contractile, s'étendant depuis la bouche à l'estomac et s'élargissant toujours de plus en plus sur son parcours (Fig. 82 *c*). Ce vaisseau a donné lieu à de singulières méprises faciles à expliquer.

Delle Chiaje (8, 9) l'avait vu et lui avait donné le nom de «borsa cieca gastro-esofagea», bourse aveugle gastro-œsophagienne; il indique que Otto l'avait pris pour un second œsophage.

Costa (19) combat l'idée d'Otto, sans donner réellement à cet organe une fonction propre. de Quatrefages dans la description du chlorème a bien interprété cet organe comme vaisseau sanguin et lui donne ainsi sa juste signification.

Claparède en parle assez longuement. Je citerai textuellement ce qu'il dit à ce sujet: «Une grave erreur a été cependant commise par M. Max Müller à l'instar de M. Gabr. Costa, erreur à laquelle Delle Chiaje est le seul à avoir échappé jusqu'ici. Le *S. diplochaitos* renferme dans sa région antérieure ce même boyau impair, de couleur noir verdâtre que nous avons décrit chez les Stylaroïdes et les Trophonies, boyau que Delle Chiaje a connu sous le nom de bourse gastro-œsophagienne et qu'Otto avait pris pour un «second œsophage». Je reconnais à n'en pas douter cet organe dans le gros vaisseau aveugle que M. Müller décrit comme placé sur l'œsophage et adhérant par son extrémité aveugle à l'estomac. L'erreur dans laquelle ce savant est tombé ainsi que M. G. Costa s'explique par la couleur de la glande qui se rapproche de celle des vaisseaux sanguins, tout en étant bien plus foncée».

Nous verrons que Claparède, en voulant relever une donnée qu'il considérait comme erronée, retombe dans les idées de quelques-uns de ses prédécesseurs, idées, que je suis arrivé à considérer comme fausses. Cet auteur croit avoir trouvé la cause, qui a induit en erreur Costa, dans la couleur de cette glande. Si cette soi-disant glande est plus foncée qu'un vaisseau sanguin ordinaire, cela dépend de deux motifs. Comme cet organe présente dans sa partie la plus renflée un diamètre de plus de vingt fois celui d'un canal sanguin, il est naturel que contenant une beaucoup plus grande quantité de liquide, celui-ci paraîtra plus foncé. En outre, on remarque que les parois de cet organe contiennent des éléments pigmentés. Ce qui m'a porté à regarder en premier lieu cette espèce de boyau comme remplissant, en partie du moins, les fonctions de vaisseaux sanguins, ce sont les contractions qu'il présente. Ensuite les injections poussées dans les deux directions dans ce canal m'ont confirmé dans ma manière de voir. En effet, on voit le liquide se répandre sans efforts dans les branchies et dans la

direction de l'estomac, à la surface duquel il décrit un riche réseau dont nous parlerons plus tard. Nous commencerons par la partie la plus antérieure de l'animal, c'est-à-dire les branchies. Les filaments branchiaux sont simples. On ne rencontre pas, comme chez l'Arénicole ou la Térébelle, un tronc portant des ramifications. Ils se présentent sous forme de petites lanières groupées en deux masses de chaque côté de la ligne médiane tirée du haut en bas de la partie antérieure de l'animal. Chaque groupe comprend environ de trente à trente cinq filaments branchiaux. Ils ne sont pas tous de même longueur. Des touffes de cils vibratiles les recouvrent. Ils ne paraissent pas être contractiles. En examinant avec un assez fort grossissement la partie moyenne d'un de ces filaments, on voit que ces bords décrivent une ligne sinueuse sur laquelle se remarquent de place en place des cils vibratiles (Fig. 83, 84). L'intérieur du filament est presque uniquement occupé par les branches sanguines au nombre de deux. Sur leurs bords externes, elles laissent voir une quantité de petits renflements en forme de poire évidemment destinés à mettre le sang en contact avec une plus grande quantité d'air dissout dans l'eau. Ces deux canaux sont généralement regardés l'un comme artère, l'autre comme veine. En est-il bien réellement ainsi? Contiennent-ils l'un seulement du sang artériel, l'autre seulement du sang veineux? Je ne le pense pas. Si il en était ainsi, pourquoi ces ampoules aux deux canaux? Puisqu'elles servent probablement à la rapide oxygénation du sang, pourquoi l'artère en est-elle pourvue? Les deux canaux communiquent directement l'un avec l'autre à l'extrémité libre de la branchie et il faut croire que lorsque le sang veineux passe par la courbe, l'oxygénation n'est pas achevée et qu'elle continue encore à s'effectuer dans le commencement de l'artère. Toutes les bases des filaments branchiaux forment de chaque côté de la ligne médiane un demi-cercle très richement vascularisé, et où le sang arrive par un canal émanant du voisinage de l'extrémité du canal contractile dont nous parlerons plus bas (Fig. 85). Le trajet de cette branche est très court, celle-ci ne tarde pas à se ramifier en autant de ramuscules qu'il y a des filaments branchiaux. En outre, nous voyons partir une branche qui se rend aux tentacules. Ceux-ci sont au nombre de deux, d'un blanc mat, plus longs et beaucoup plus gros que les filaments branchiaux. Ils portent de petits sillons transversaux et sont creusés dans toute leur longueur sur leur face interne par un long sillon dont la base s'ouvre près de la bouche et non pas dans celle-ci comme on l'a décrit. Ils en sont séparés par un rebord (Fig. 86). Lorsqu'on

écarte au moyen d'un pinceau les deux groupes de tentacules, on aperçoit toujours une tache fortement pigmentée, que longtemps je considérais comme l'extrémité du vaisseau contractile. Mais en l'examinant de plus près, j'en vins à d'autres conclusions. Le vaisseau arrive bien jusqu'à la base de cette tache, mais chaque fois que par la contraction le canal se vide de sang, la tache ne disparaît pas et par l'injection elle ne change pas de couleur, ce qui m'a porté à croire qu'il faudrait bien plutôt la considérer comme organe visuel. La position de cet organe ne s'opposerait nullement à la fonction visuelle, car lorsque l'animal est tranquille, il écarte les soies qui forment la cage céphalique, éloigne les deux groupes mélangés de branchies et laisse ainsi voir librement cette tache pigmentée; alors l'animal avance; vient-il à être inquiété, subitement il replie ses branchies et ses soies et ne bouge plus; l'œil se trouve ainsi bien protégé.

Au moment ou le vaisseau contractile ou cœur pénètre sous cette tache, il s'unit directement au ventral. Les portions du vaisseau qui viennent d'être décrites sont assez difficilement visibles et sont toutes situées dans la région céphalique. Nous arrivons maintenant à sa portion la plus généralement connue, c'est-à-dire à celle qui s'étend du pharynx à l'estomac (Fig. 82). Elle est libre, à part ses deux extrémités, elle n'est nullement fixée. Elle décrit plusieurs sinuosités changeant à tout moment de forme. Dans sa partie avoisinant la bouche, ce canal est assez petit, mais il augmente assez rapidement de volume et va se souder à l'estomac dans le voisinage de l'endroit où l'œsophage y aboutit et d'où sort l'intestin. Ce cœur fort curieux émet plusieurs ramifications, dont deux principales. Leur point d'origine est assez voisin, l'une se dirige vers la partie antérieure de l'animal. Son diamètre est assez fin; elle est accolée à la face interne de la peau dans sa partie dorsale et est contractile. De distance en distance à espaces réguliers, elle émet à droite et à gauche des canaux qui toujours adhérents à la peau, ont pour mission d'irriguer celle-ci ainsi que les pieds, puis vont se jeter dans le ventral. Le second canal qui naît du cœur prend naissance un peu en-dessous du premier. Il est de plus forte dimension que celui-ci et son trajet a lieu d'avant en arrière. Egalement accolé à la peau, également contractile, il fournit six paires de ramifications, allant chacune aboutir au ventral. Il s'arrête brusquement à la sixième paire de rameaux. Or, c'est précisément à ce point là que l'intestin, après avoir décrit plusieurs courbes, commence son trajet rectiligne et son cours normal, c'est-à-dire identique à celui que l'on observe chez les autres Annélides. A partir de ce point, nous ne trouvons plus de vaisseau dorsal propre-

ment dit. Lequel de ces deux canaux sanguins devons-nous considérer comme équivalent du dorsal chez les autres Annélides? C'est une question difficile à résoudre, car les deux, en envisageant les deux derniers comme un seul, possèdent des caractères que nous avons vus être propres au dorsal considéré comme normal. Les deux sont contractiles. Celui que l'on considérait autrefois comme bourse œsophagienne, paraît un moment l'emporter sur l'autre à ce point de vue. Il est fortement contractile, puis s'unit en avant au ventral, il a des branches qui, comme cela se remarque chez d'autres Annélides, sont en relation avec le pharynx. D'un autre côté les deux canaux, que nous considérons pour le moment comme canal unique, donnent, de même que cela a lieu dans la règle générale, des branches à droite et à gauche, allant irriguer la peau et se déverser ensuite dans le ventral. Quoiqu'il en soit, si un de ces deux conduits résulte d'un vaisseau dorsal primitif, nous voyons dans un cas une réduction profonde dans la longueur, et dans l'autre cas des modifications considérables, car comme nous allons immédiatement le voir, ce canal paraissant se terminer en cœcum accolé à l'estomac, se continue en réalité jusqu'à l'extrémité du corps de l'animal. Avant de se mettre en connexion avec le canal alimentaire, ce canal fournit encore deux branches se rendant à l'œsophage; elles sont de petites dimensions et déterminent sur celui-ci un réticulum amplement vascularisé (Fig. 87). Nous verrons plus loin que d'autres rameaux concourent aussi à la formation de ce réseau. L'estomac du *Siphonostoma diplochaïtos* est réniforme. C'est dans son enfoncement latéral que vient se souder la base du cœur. Évidemment cette connexion est étrange, et il est probable que dans sa partie renflée cet organe n'est pas purement vaisseau sanguin, mais que ses parois pourvues de glandes sécrètent une matière propre à faciliter la digestion, matière qui se déverserait plutôt dans l'intestin que dans l'estomac. Le gros vaisseau n'est pas aveugle, il irrigue les parois de l'estomac non pas par un système de canaux clos, mais plutôt en faisant couler son sang dans des espaces creusés dans l'épaisseur de la paroi stomacale (Fig. 88). Ces espaces ou lacunes sont considérables à leur origine, s'étendent de chaque côté de l'estomac, deviennent de plus en plus fins en se dirigeant vers le bord externe de l'organe où elles s'anastomosent. En outre, l'intestin est aussi richement vascularisé; le sang paraît aussi y circuler dans des lacunes et ne change de place que grâce aux mouvements de contraction et de dilatation de l'intestin tout entier, mouvements qui s'opèrent d'arrière en avant. Après l'estomac, l'intestin décrit une

anse dont la branche remontante n'est nullement tenue en place par des brides musculaires, comme cela se remarque chez d'autres Annélides. Il est situé ainsi que les organes de la génération à l'intérieur d'un péritoine, très distinct, mince, l'empêchant de descendre en arrière. Ensuite, il présente son trajet rectiligne. Ces deux parties de l'intestin sont diversement vascularisées. La première a ses parois d'un côté sillonnées par des espaces remplis de sang (Fig. 89), espaces allongés, s'entrecroisant en formant de place en place de petits réservoirs sanguins; de l'autre côté les parois semblent être recouvertes par une gaîne excessivement fine et entre deux se trouve du sang en communication avec celui des espaces lacunaires. La dernière région de l'intestin présente une localisation du système circulatoire. On ne peut pas parler de canaux à parois propres, le liquide circule dans des parois du tube digestif et forme sur la face ventrale de ce dernier deux tubes parallèles courant l'un à côté de l'autre, n'ayant aucune communication entre eux (Fig. 82 *b*). A chaque segment du corps, c'est-à-dire au niveau de chaque pied, chacun de ces tubes envoie du sang dans un sinus qui remonte les parois de l'intestin. Chacun d'eux arrive à la surface dorsale après avoir entouré le tube digestif comme d'un anneau incomplet. L'intestin étant pour ainsi dire soudé à la peau de la face dorsale, il s'ensuit que ces veines dans cet endroit sont mises en contact avec de fins canalicules courant dans tous les sens dans les téguments et provenant du ventral dont nous allons nous occuper maintenant.

Ventral. Il s'étend d'une extrémité à l'autre de l'animal et est situé entre l'intestin et la chaîne nerveuse ganglionnaire. Sa régularité en simplifie beaucoup l'étude. Nous le considérerons d'avant en arrière. La partie antérieure de ce vaisseau est assez difficile à examiner, mais cependant, on peut reconnaître que dans le voisinage de la bouche le ventral se divise en deux branches qui remontent autour de l'œsophage, l'entourent comme d'un anneau au haut duquel vient aboutir l'extrémité du cœur, comme nous l'avons vu plus haut. Puis, sans augmenter de diamètre, il continue son chemin jusque vers l'extrémité postérieure du corps (Fig. 82 *vv*) en émettant à espaces réguliers, correspondant aux segments, des branches assez fines. Elles naissent par paires à angle droit. Leur trajet est sinueux (Fig. 90 *vp*). Elles se trouvent accolées à la face interne de la peau. Les ramuscules qu'elles émettent s'anastomosent et s'entrecroisent en irriguant ainsi passablement les téguments. Après un trajet assez court, le vaisseau décrit une courbe en forme de fer à cheval, puis continue sa course du

côté de la face dorsale en remontant les flancs de l'animal. Cette courbe se produit à la base des rames du pied et sert à fournir le sang aux mamelons sétigères. A cet effet, du sommet du circuit partent deux petits filets qui se rendent au mamelon, y pénètrent en s'enchevêtrant énormément. Sur la face dorsale ces vaisseaux, issus du ventral se résolvent en une quantité de ramuscules très fins qui couvrent cette partie interne de la peau. Dans la portion postérieure de l'animal, ces rameaux sont mis en rapport avec ceux venant des parois de l'intestin.

En ouvrant un Siphonostome on rencontre plusieurs masses allongées, ressemblant chacune à un noyau de datte. Chez certains individus elles sont jaunâtres, tandis que chez d'autres elles sont d'un rouge brun. Examinées au microscope, les premières se trouvent être les produits mâles, tandis que les secondes se composent d'une masse d'œufs groupés ensemble. Ces masses sont en nombre variable, mais toujours pair. On en rencontre souvent huit ou douze. Elles sont libres dans le corps de l'animal et sont reliées au vaisseau ventral par un canalicule très long et très fin. Les masses jaunes se prêtent mieux à l'étude du système sanguin que les autres. La figure 91 représente une de ces agglomérations, vue par la face inférieure. Elle présente un sillon médian, au fond duquel chemine le canal sanguin allant s'amincissant de plus en plus. Il émet de distance en distance des rameaux qui, pénétrant dans l'intérieur, ne tardent pas à se diviser et subdiviser ; ils affleurent bientôt dans toutes les directions à la surface de l'organe (Fig. 92). Ils se terminent par de petites ampoules en forme de massue. La masse se présente alors comme toute pointillée de taches rouges. Par pression et par dilacération, on obtient assez facilement l'isolation d'une partie de ce système sanguin (Fig. 93) et on peut étudier son parcours à l'intérieur de l'organe. Les branches sanguines qui se rendent dans les grappes génitales ne naissent pas directement du ventral, mais ont leur point d'origine dans la branche qui, partant du sous-intestinal, remonte les flancs de l'animal, pour se jeter dans ce fin canal qui pourrait bien être considéré comme le dorsal. Chacune de ces branches ne fournit qu'une ramification. Il existe encore deux dépendances du ventral dont le trajet est curieux à suivre. Elles naissent à la hauteur de la base de l'estomac et sont indépendantes l'une de l'autre. La supérieure (Fig. 82 *a*) se dirige du ventral vers le bord arrondi externe de l'estomac. A la base de cet organe, elle se soude à lui plus ou moins intimément, en fait le tour en émettant quelques ramifications, puis, se détachant bientôt de l'estomac, se divise plusieurs fois, les nouvelles branches vont se jeter sur

l'œsophage et contribuent à son irrigation. Une d'entre elles remonte le long de ce canal jusqu'au pharynx où elle s'épanouit en un riche réseau vasculaire. Le second rameau naît en dessous du premier, mais à peu de distance, il se rend vers l'intestin, le côtoie et, sur tout son trajet sinueux, est en liaison avec les sinus sanguins que nous avons décrits plus haut.

Tel est le système circulatoire du *Siphonostoma diplochaïtos*. Même pour ce système il ne se rapproche que très peu des Chlorèmes. Chez ceux-ci nous retrouvons ce boyau dorsal contractile, mais moins accusé. Le reste de l'organisation ne présente que fort peu de ressemblances. En effet, d'après DE QUATREFAGES, nous voyons chez le Chlorème de DUJARDIN dans la portion stomacale deux artères qui n'existent pas chez le Siphonostome; puis ensuite elles forment autour de l'intestin un cercle vasculaire, et ce n'est que postérieurement, que nous avons l'homologue du vaisseau ventral. Le Chlorème présente en arrière un canal dorsal unique, qui n'existe pas chez le Siphonostome. A la hauteur de l'estomac il se bifurque, les nouvelles branches se réunissent bientôt pour former un tronc très gros que l'on peut comparer au cône contractile de l'espèce que nous avons étudiée.

D'après ce qui précède, on voit que le *Siphonostoma diplochaïtos* est une Annélide dont les caractères anatomiques sont énormément modifiés et en partie masqués. C'est ce qui explique son changement de place dans la classification. Aujourd'hui on semble être d'accord de le ranger dans la famille des Phérusiens (GRUBE) à côté du genre *Stylaroïdes*.

Hermione hystrix.

(Planche 22 Fig. 95.)

Une des Annélides qui présente le plus de difficultés au point de vue du système circulatoire, est sans contredit l'*Hermione*. Deux faits s'opposent à l'observation : la petitesse des vaisseaux et l'absence presque complète de coloration du sang.

L'espèce que j'ai eue entre les mains est l'*Hermione hystrix*. Elle a fait l'objet de nombreuses discussions. TREVIRANUS en a décrit les vaisseaux sanguins, ainsi que REDI, mais leurs données ont été passablement contestées. DE QUATREFAGES **(51)** trouve dans l'appareil circulatoire des Aphroditiens un arrangement qui ne s'écarte pas du type normal, c'est-à-dire consistant en deux vaisseaux longitudinaux dont l'un dorsal et l'autre ventral, tels que les avait décrits TREVIRANUS. En outre, l'auteur constate la présence d'un troisième tronc

d'une assez grande dimension accompagnant inférieurement la chaîne nerveuse abdominale. Les observations de Claparède (54) sont en contradiction avec celles de ses prédécesseurs, elles ont pour résultat la constatation de l'absence des vaisseaux. Cet auteur, après l'étude d'un grand nombre d'espèces, pense être en état d'affirmer que l'anangie est la règle chez les Aphroditiens. Cependant chez l'*Aphrodite aculeata* il a vu les tubes décrits par Treviranus, mais ne les regarde pas comme vaisseaux sanguins; dans sa description nous lisons: «Mais dans tous les cas, le système vasculaire des Aphrodites doit être considéré comme une exception chez les Aphroditiens.»

Dans ces derniers temps se sont publiés deux travaux relatifs à l'Aphrodite. L'un a trait à une Aphrodite australienne. Son auteur, W. Haswell (77), reconnaît que le principal agent de la circulation est le fluide périviscéral, le système pseudo-hæmal n'étant que peu développé. Le liquide nourricier est mis en mouvement par les nombreux cils vibratiles de la cavité du parapodium. Selenka (65) décrit deux vaisseaux longitudinaux dans l'*A. aculeata*, un dorsal et un ventral. Le dorsal enverrait de nombreuses ramifications à l'intestin. Les deux canaux seraient en communication l'un avec l'autre aux deux extrémités du corps. Nous remarquons que de Quatrefages est le seul auteur qui parle d'un troisième canal longitudinal, dont la position serait sous la chaîne nerveuse ganglionnaire.

Les injections sont fort difficiles à pratiquer sur les *Hermione hystrix*. Quand elles réussissent elles ne s'étendent que sur de petits espaces, en sorte que l'étude du système est très ardue et demande beaucoup d'attention.

Lorsqu'on a fait mourir une Aphrodite par un séjour prolongé dans l'eau douce, il faut attendre avant de l'ouvrir qu'elle ait perdu sa contractilité. Alors on la dépouille de ses élytres, puis on fend par une incisure longitudinale la peau de la face dorsale dans toute sa longueur. Ayant écarté les lèvres de la fente, on met à découvert le tube digestif avec ses annexes. Sur la face dorsale de celui-ci, se remarque très difficilement un fin canal rectiligne courant d'une extrémité à l'autre du tube digestif; c'est le canal dorsal. Il n'est pas englobé dans la paroi même de l'intestin comme Claparède l'a décrit pour l'*Aphrodite aculeata*. Son diamètre est partout le même, excepté à l'extrémité postérieure de l'animal. Au niveau de chaque parapodium portant des soies à flèches, il émet une paire de branches excessivement fines, dont une part de chaque côté à angle droit du dorsal. Elle se dirige immédiatement dans la cavité du parapodium où je n'ai pu suivre sa

course. A sa partie antérieure, le dorsal se bifurque en deux ramifications relativement de grande dimension. Elles contournent l'extrémité du pharynx en descendant le long de ses parois, et vont se réunir à sa face inférieure pour constituer la portion antérieure du ventral. Celui, de mêmes dimensions que le précédent, n'est pas adhérent à l'intestin. Il est situé au milieu de l'espace qui sépare la face ventrale du tube digestif. Il émet aussi des ramifications se répandant dans le corps de l'animal.

Je ne suis pas arrivé à découvrir de vaisseaux latéraux.

Il reste maintenant le large canal décrit par DE QUATREFAGES sous la chaîne nerveuse ganglionnaire. Dans le but de le constater, après avoir enlevé la peau de la face ventrale sur un individu mort, j'introduisis la pointe de la canule sous la chaîne nerveuse. Exerçant une pression sur le liquide coloré, celui-ci s'étendit d'un bout à l'autre du corps en déterminant ainsi une bande colorée sur la face ventrale du système nerveux. De ce soi-disant vaisseau part de chaque côté, au niveau de chaque parapodium porteur de soies en flèches, un grand canal allant se perdre dans l'intérieur de la cavité du parapodium. Puis régulièrement, entre l'intervalle de deux de ces branches successives, naissent de chaque côté deux rameaux plus petits. Ceux-ci se ramifient passablement et se perdent dans les muscles (Fig. 95). Ici deux questions se présentent. Est-ce l'espace entouré par la gaîne du nerf qui a été injecté, ou est-ce réellement un vaisseau? Dans la première alternative il semble que le liquide aurait entouré complètement le nerf et n'aurait pas formé une bande colorée seulement à sa face ventrale. Pour éclaircir ce point, je consultai l'ouvrage de DE QUATREFAGES (Mémoire sur le système nerveux des Annélides. Ann. des Sc. nat. 1850) pour voir la disposition des nerfs chez l'Aphrodite. Ses observations ont été faites sur l'*Aphrodite aculeata* et non sur l'*Hermione hystrix*, d'où il peut se faire que la disposition des filaments nerveux présente des divergences chez ces deux animaux. Mais, en grand, nous retrouvons le même plan. Nous avons chez l'*A. aculeata* la chaîne longitudinale ventrale d'assez forte dimension. Il en part à intervalles réguliers à droite et à gauche des nerfs que l'auteur nomme pédieux. Exactement à la même place nous trouvons chez l'Hermione un canal injecté. En outre, de chaque côté et entre chaque nerf pédieux, on remarque, dans la figure que donne DE QUATREFAGES, deux petits nerfs prenant naissance près du ganglion. Ce sont les branches musculaires et musculo-cutanées. Ces deux rameaux se retrouvent dans mon injection, mais avec cette différence que leurs points

d'origine sont éloignés l'un de l'autre. La première branche prend naissance à la fin du premier tiers de l'intervalle entre deux branches pédieuses, la seconde naît à la fin du deuxième tiers.

Si l'on ne considère que le nombre et la disposition, il est fort probable que ce que l'injection nous montre comme vaisseaux, est un espace s'étendant entre le nerf proprement dit et sa gaîne.

Résumé.

La première conclusion que nous pouvons tirer de notre étude est que le système circulatoire présente des modifications profondes chez des animaux rangés par quelques zoologistes dans une même classe, celle des Annélides.

Si les différences existent entre les organes internes, elles n'en sont pas moins visibles lorsque l'on compare les formes externes des individus. Qui confondra une sangsue avec une Protula ou un Chétoptère? Ces divergences ont fait naître deux sous-classes; celle des Hirudinées et celle des Chétopodes. Mais étant rangées côte à côte, elles ont dû présenter aux yeux des classificateurs des analogies. Ces analogies sur lesquelles on s'était appuyé pour le rapprochement n'ont pas été, il semble, solidement établies. Elles présentaient toujours un côté faible, un flanc à l'attaque dont le but était le déplacement des Hirudinées. Il y avait dans ces dernières des formes cadrant mieux avec les Plathelminthes qu'avec les Chétopodes.

Déjà en 1851 Vogt **(30)** suggéra l'idée que les sangsues se rapprochaient d'avantage des Turbellariés dendrocœles. Dans ces dernières années, Lang **(71)** reprit avec vigueur cette donnée et montra l'analogie existant entre la *Gunda segmentata* et les Rhyncobdelles.

Van Beneden rapproche les Hirudinées des Trématodes.

Leydig et de Quatrefages les rangaient dans le voisinage des Annélides.

Nous nous trouvons donc en présence de deux probabilités: Ou les Hirudinées doivent être rangées à la suite des Némertiens: ou elles doivent être considérées comme des Annélides inférieures.

Nous allons examiner si, sous le rapport du système circulatoire, cet ordre appartient plutôt à l'un ou à l'autre groupe, ou s'il a des

affinités avec les deux. Les résultats que nous pourrons obtenir sont loin d'être décisifs. Ils forment une toute petite partie d'un tout qui comprendrait une étude analogue étendue à tous les autres systèmes d'organes. Une fois cette étude complète achevée, on pourrait avec utilité comparer entre eux ces animaux si différents, ainsi que les espèces voisines dans d'autres classes, et ranger en un groupe ceux qui présentent le plus de caractères communs. Mais il y aura toujours la question: Où placer les limites? Un Némertien étudié par Blanchard est le *Malacobdella Valenciennaei*. Claus dans son traité de Zoologie le range parmi les Anopla. Chez les Némertes, le système circulatoire est reconnu depuis longtemps et par plusieurs auteurs de sorte qu'il ne paraît pas étonnant que les Malacobdelles soient pourvus de vaisseaux sanguins.

Ces animaux présentent trois canaux longitudinaux, dont un dorsal presque droit dans sa partie antérieure, puis ensuite très sinueux jusqu'à l'extrémité postérieure du corps. Les deux autres se trouvent dans la région ventrale, ils ondulent, et règnent d'une extrémité de l'animal à l'autre. Le vaisseau dorsal fournit dans sa moitié antérieure de chaque côté plusieurs branches vasculaires qui se dirigent transversalement pour aller s'anastomer avec les deux vaisseaux de la région ventrale. Cette disposition des canaux se répète chez d'autres Némertes. Or, d'après la théorie de de Quatrefages nous aurions la continuité entre les Némertiens et les Glossiphonies.

D'abord il est nécessaire de rappeler en peu de mots cette théorie. de Quatrefages reconnaît un plan vasculaire primitif auquel il serait toujours possible de rapprocher ce système quelque différent qu'il soit chez les Annélides. Ce plan n'est point une pure hypothèse, il se trouve réalisé dans la portion antérieure de la région abdominale de la Hermelle. «Là, dit l'auteur, existe à chaque anneau et de chaque côté un tronc vasculaire supérieur et un tronc vasculaire inférieur, entre les deux, de chaque côté aussi se trouve placée une branchie.» Ce tronc et la branchie sont mis en communication par des canaux. Nous avons donc dans le principe deux troncs dorsaux et deux troncs ventraux parallèles. Chez la Hermelle, dans une certaine région du corps, les troncs inférieurs sont réunis par une branche transverse servant uniquement à les mettre en rapport. C'est, ajoute l'auteur, un premier acheminement vers l'emploi d'un des procédés les plus fréquemment employés par la nature pour varier l'appareil circulatoire chez les Annélides. Ce procédé sur lequel Milne Edwards a justement insisté, consiste à réunir sur la ligne médiane les deux

troncs de même nature et de les fondre en un seul. Or, chez la Malacobdelle nous avons les deux vaisseaux ventraux distincts, mais un dorsal unique pouvant provenir de la soudure des deux canaux primitifs.

Un stade plus avancé serait la fusion des deux canaux ventraux. Or, nous le trouvons chez la *Clepsine*.

M. Blanchard nous apprend que la Malacobdelle a le corps aplati, pourvu d'une large ventouse postérieure. L'anus débouche sur la face dorsale. Ces animaux vivent sur les Myes. Cette caractéristique ressemble assez à celle que l'on peut donner des Clepsines. Mais il y a aussi des différences ayant trait à d'autres systèmes.

Nous voyons donc à l'extrémité du groupe des Némertiens un individu différent des autres et à l'extrémité du groupe des Hirudinées un individu ne ressemblant que peu aux autres. Ils présentent entre eux deux des caractères communs en même temps qu'ils ont conservé chacun quelques traits de ressemblance avec les animaux de l'ordre auquel ils appartiennent. Voyons maintenant si nous pouvons établir une parenté entre les Hirudinées et les Annélides proprement dit:

Les Hirudinées forment une sous-classe assez distincte de celle des Chétopodes. Le manque de soies et de branchies, la présence de ventouses les en écarte. Nous les considèrerons seulement au point de vue de la circulation. De même que nous venons de voir que le degré inférieur du système circulatoire se rencontrait chez les Rhyncobdelles, de même ne pouvons-nous pas chez les Hirudinées arriver au degré le plus élevé dans l'organisation de ce système. Si la perfection était la conséquence de la quantité, nous choisirions comme modèle l'*Hirudo medicinalis* où nous avons quatre grands canaux bien développés ; il en est de même chez la *Pontobdella*. Mais quelle différence entre ces deux animaux, d'abord dans la forme de la ventouse antérieure, puis dans les organes digestifs et les téguments! Chez les deux sangsues marines, que nous connaissons, la peau présente des particularités qui ne se rencontrent pas dans les espèces d'eau douce. Chez les Pontobdelles la peau est en général verruqueuse, les aspérités jouent un rôle principal dans l'acte de la respiration. Chez les Branchellions nous avons les appendices latéraux qui ont été considérés comme des branchies. Cette idée a été abandonnée. Or, si ces lamelles jouent un rôle puissant dans l'oxygénation du sang, pourquoi ne pas les regarder comme des branchies? la forme ne dicte nullement la fonction. Et d'ailleurs, toutes les branchies ne sont pas construites sur le même

plan, loin de là. Quelle ressemblance de formes y a-t-il entre les organes respiratoires des Térébelles, des Spirographis et des Nephthys? Et cependant personne n'hésite à les considérer et à les nommer branchies. Pourquoi les rugosités des Pontobdelles et les appendices des Branchellions n'en seraient-ils pas? Nous aurions là des branchies rudimentaires, il est vrai, déterminées par le milieu dans lequel l'animal vit. Les sangsues d'eau douce arrivent plus souvent à l'air que les sangsues marines. En effet, ces dernières vivent en ectoparasites sur les Torpilles et les Raies, poissons de fond, elles n'ont pas l'occasion d'arriver à la surface de l'eau afin d'y rencontrer une abondance d'air; pour contrebalancer cet inconvénient, elles ont développé une plus grande surface de leurs téguments par des protubérences ou des lamelles; ainsi elles sont en contact avec une plus grande quantité d'air dissout dans l'eau.

Revenons aux conduits sanguins. Peuvent-ils être de quelque importance dans la détermination du rang d'une Hirudinée? Evidemment c'est possible. Mais il ne faut pas prendre en considération leur grandeur, mais leur différenciation, c'est-à-dire l'existence d'une membrane enveloppante bien déterminée. Si nous avons des espaces sanguins sans parois propres, des sinus, la division du travail sera moins accusée, d'où il en résulte un degré inférieur dans l'échelle. D'après ce qui précède, la Clepsine occupera la place inférieure dans la série des Hirudinées.

Si parmi les sangsues nous avons un premier échelon, nous pouvons peut-être arriver au dernier, c'est-à-dire au type dérivant de la Clepsine et qui aura évolué le plus loin. Ce type peut être éteint, et comme ces animaux sont exclusivement composés de parties molles, il n'en reste plus trace après leur destruction. Nous basant sur la même théorie que précédemment, nous trouvons le sommet de l'échelle occupé par l'*Hirudo medicinalis*, car elle présente le système circulatoire le mieux défini. Les Pontobdelles peuvent se placer en parallèle. Les deux présentent le même nombre de grands canaux et la même disposition à peu de chose près; cependant nous donnerons la préférence à l'*Hirudo medicinalis* parce que chez la Pontobdelle le vaisseau ventral paraît présenter dans sa portion antérieure, un sinus de petite étendue il est vrai, mais dont les parois ne sont nullement bien délimitées.

Il n'est pas facile d'établir entre les Hirudinées et les Polychètes une gradation au point de vue du système circulatoire. La diversité entre ces deux groupes est trop grande. Nous constatons plutôt des

différences que des ressemblances. Parmi toutes les variations que présentent les Polychètes nous n'en trouvons pas qui puissent être mises en parallèle avec les Hirudinées. En premier lieu nous observons que chez aucun Polychète il n'existe des canaux latéraux tels que nous les rencontrons chez les Hirudinées. Puis ces dernières sont toutes dépourvues des canaux nerviens ou latéraux de la chaîne ganglionnaire.

Un rapprochement plus facile peut s'effectuer entre les Polychètes et les Oligochètes. Chez les deux nous trouvons un vaisseau dorsal contractile. Le canaux nerviens existent dans les deux groupes. Les canaux latéraux font défaut. Chez les Oligochètes nous trouvons en outre un canal sous-nervien. Or, avons-nous quelque chose de semblable chez les Hirudinées? Evidemment non. Parmi les Polychètes, les Arénicoliens semblent présenter un rapport à ce point de vue.

Comparons le système circulatoire du *Lumbricus terrestris* et celui du *Lumbricus marinus* de Linné.

Nous trouvons un canal dorsal ayant la même disposition chez ces deux Annélides, il est attaché sur la face dorsale du tube digestif. Il va antérieurement se terminer dans le voisinage des ganglions cérébraux où il s'unit au ventral aussi bien qu'au sous-nervien chez les Lombrics. Ces deux Annélides manquent de latéraux, mais sont pourvues de canaux nerviens. Le canal dorsal chez le Lombric porte des cœurs en nombre variable suivant les espèces. Chez les Arénicoles nous n'en trouvons pas trace, mais, en revanche, nous avons une dilatation sanguine également contractile dans la région antérieure. Doit-elle être comparée aux cœurs des vers de terre? Il est peu probable. Elle est plus susceptible d'être parallélisée au canal intestino-tégumentaire. Voyons quelles sont les relations de ces deux vaisseaux.

Chez le Lombric il naît du dorsal sous un assez grand volume, fournit de nombreuses ramifications à l'œsophage jusqu'au pharynx, en arrière il irrigue abondamment l'estomac ainsi que les glandes de Morren, puis se jette dans le sous-nervien.

Chez l'Arénicole, l'expansion regardée comme cœur naît, d'après Milne Edwards, largement du dorsal, fournit une branche qui longe l'œsophage jusqu'au pharynx et décrit en arrière le réseau extraordinairement développé de l'estomac, irrigue les organes à fonction énigmatiques attachés à la base de l'œsophage et va se jeter dans le ventral. C'est à ce dernier point, à ce lieu d'arrivée, que les deux vues changent. En effet, chez l'Arénicole nous n'avons pas de sous-nervien dans le sens propre de ce terme.

D'après une théorie émise il y a quelque temps, le ventral unique proviendrait de deux vaisseaux distincts attachés ou non à l'intestin. Or, ne pourrions-nous pas considérer les deux vaisseaux sous-intestinaux isolés chez l'Arénicole comme représentant l'état primitif; et l'état plus avancé qui est la soudure de ces deux canaux existerait chez le ver de terre dans le canal que nous connaissons sous le nom de ventral. Dans ce cas que devient le ventral des Arénicoles? Il serait l'analogue du sous-nervien des Lombrics, et alors l'homologie entre l'intestino-tégumentaire et le cœur des Arénicoliens peut se pousser assez loin.

A partir de la septième branchie, la comparaison entre les vaisseaux peut encore se soutenir. Nous avons chez l'Annélide marine un canal qui part de chaque côté du dorsal et va à la base de l'appareil respiratoire, puis en ressort pour aller se jeter dans le ventral. En outre nous avons des branches également émises par le dorsal irriguant l'intestin. Chez le Lombric au niveau de l'intestin proprement dit nous retrouvons la même disposition, un canal sortant par le dorsal pour aller se déverser dans le sous-nervien, l'analogue du ventral chez l'Arénicole. Seulement la présence des branchies chez cette dernière entraîne naturellement quelques modifications, mais légères. Les grands traits dans les deux cas sont les mêmes.

Chez le Lombric, le canal dorso-sous-nervien remplit en partie les mêmes fonctions que chez l'Arénicole. La branchie est remplacée par les téguments, car du canal dorso-sous-nervien sort un vaisseau rampant sur la face interne de la peau. L'oxygénation a lieu et le sang va se déverser dans le sous-nervien; de là s'ensuit que le ventral des Lombrics ne peut avoir exactement la même signification physiologique que ce même vaisseau dans d'autres groupes d'Annélides, et qu'il peut se rapprocher davantage des sous-intestinaux des Arénicoliens.

Tableau des auteurs consultés.

1. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. T. IV. Paris 1805.
2. Johnson, A treatise on the medicinal Leech. London 1816.
3. Spix, Darstellung des gesammten inneren Körperbaues des gemeinen Blutigels. Isis II 1818.
4. Bojanus, Was wissen wir denn nun eigentlich vom Bau des Blutigels? Isis XII 1818.
5. Home, Über den Kreislauf des Blutes in der Classe Vermes. Isis 1818. Heft V.
6. Savigny, Système des Annélides. Paris 1820.
7. Blainville, De l'organisation des animaux, ou principes d'anatomie comparée. Paris 1822.
8. Delle Chiaje, Animali senza vertebre. T. III. 1822.
9. —— Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Napoli 1823.
10. Morren, De historia naturali Lumbrici terrestris. 1826.
11. Dugès, Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annélides abranches. Annales des Sc. nat. T. XV 1828.
12. Müller, Über den Kreislauf des Blutes bei *Hirudo vulgaris*. Meckel's Arch. 1828.
13. Grube, Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. Königsberg 1831.
14. Dugès, Annélides abranches sétigères. Annales des Sc. nat. Série II, T. VIII. 1837.
15. Milne-Edwards, Circulation chez les Annélides. Annales des Sc. nat. Série II. T. X. 1838.
16. Lamarck, Histoire des animaux sans vertèbres. T. II. Bruxelles 1839.
17. Stannius, Bemerkungen zur Anatomie und Physiologie der *Arenicola piscatorum* im Archiv für Anatomie und Physiologie, von Johannes Müller. Berlin 1840.
18. Grube, Actinien, Echinodermen und Würmer des Adriatischen und Mittelmeeres. Königsberg 1840.
19. Costa, Description de quelques Annélides nouvelles du golfe de Naples. Annales des Sc. nat. Série II. T. XVI. 1841.
20. Grube, Untersuchungen über die Entwicklung der *Clepsine*. Königsberg 1844.

21. Moquin-Tandon, Monographie de la famille des Hirudinées. 1846.
22. Quatrefages, Sur les Némertes. Annales des Sc. nat. Série III. T. VI. 1846.
23. —— Note sur l'anatomie des Sangsues. Annales des Sc. nat. Série III. T. VIII. 1847.
24. Blanchard, Sur l'organisation des vers. Annales des Sc. nat. Série III. T. VII. 1847.
25. —— Recherches sur l'organisation des vers. Annales des Sc. nat. Série III. T. X. 1848.
25'. Quatrefages, Mémoire sur la famille des Hermelliens. Annales des Sc. nat. Série III. T. X. 1848.
26. Blanchard, Second mémoire sur l'organisation des Malacobdelles. Annales des Sc. nat. Série III. T. XII. 1849.
27. Leydig, Zum Circulations- und Respirationssystem von *Nephelis* und *Clepsine*. Bericht der Königl. zootom. Anst. zu Würzburg. Leipzig 1849.
28. Budge, *Clepsine bioculata*. Bonn 1849.
29. Quatrefages, Types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Annales des Sc. nat. Série III. T. XII. 1849.
30. Vogt, Zoologische Briefe. 1851.
31. Leydig, Anatomisches über *Branchellion* und *Pontobdella*. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. III. 1851.
32 (—39). Grube, Die Familien der Anneliden. Berlin 1851.
40. Williams, Report on the British Annelida. London 1852.
41. d'Udekem, Histoire naturelle du *Tubifex* des ruisseaux. Mém. cour. et mém. des Sav. de l'Acad. Belg. XXVI. 1854—1855.
42. Williams, Structure and Homology of the Reproductive Organs of the Annelida 1856.
43. Milne-Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. T. III. Paris 1858.
44. Gratiolet, Mémoire sur l'organisation du système vasculaire de la sangsue et de l'Aulastome. Annales des Sc. nat. Série IV. T. XVII. 1862.
45. Claparède, Recherches sur l'anatomie des Oligochètes. Mém. de la soc. de Phys. et d'Hist. de nat. de Genève. T. XVI. 1862.
46. Van Beneden et Hesse, Recherches sur les Bdelloïdes ou Hirudinées et les Trématodes marins. Bruxelles 1863.
47. d'Udekem, Mémoire sur les Lombriciens; présenté à l'Acad. royale de Belgique. 1863.
48. Ehlers, Die Borstenwürmer. Leipzig 1864.
49. Ray Lankester, Anatomy of the Earthworm. Quarterly Journal of microscopical science 1864—1865.
50. Johnston, A catalogue of the British non-parasitical Worms in the Collection of the British Museum. London 1865.
51. Quatrefages, Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce 1865.
52. Ray Lankester, A contribution to the Knowledge of the Lower Annelids. Transactions of the Linnean Society. vol XXVI. 1867.
53. Bidder, Untersuchungen über das Blutgefäßsystem einiger Hirudineen. Dorpat 1868.

54. Claparède, Les annélides chétopodes du Golfe de Naples. Bâle & Genève 1868.
55. Vaillant, Note sur l'anatomie de deux espèces du genre *Perichaeta*. Annales des Sc. nat. Série V. T. X. 1868.
56. d'Udekem, Sur le développement du Lombric terrestre. Mém. de l'Acad. royale de Belgique 1867.
57. Claparède, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. für wiss. Zool. T. XIX. 1869.
58. Ray Lankester, Outline of some observations of Oligochaetous Annelids. Ann. and Magazine of nat. hist. Vol. 1. 1871.
59. Perrier, Étude sur un genre nouveau de Lombriciens, genre *Plutellus*. Arch. de Zool. expérim. T. II. 1873.
60. Claparède, Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. Genève 1873.
61. Robin, Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées. Paris 1875.
62. Hatschek, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden. Wiener Sitzungsberichte. Bd. LXXIV. 1876.
63. Vejdovsky, Über *Phreatothrix*, eine Gattung der Limicolen. Zeitschr. für wiss. Zool. T. XXVII. 1876.
64. —— Anatomische Studien an *Rhynchelmis Limosella*. Zeitschr. für wiss. Zool. T. XXVII. 1876.
65. Selenka, Das Gefäßsystem der *Aphrodita aculeata*.
66. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Clepsinen. Niederländ. Arch. für Zool. B. IV. 1877.
67. Kleinenberg, Sullo sviluppo del *Lumbricus trapezoïdes*. Napoli 1878.
68. Whitman, The Embryology of *Clepsine*. Quart. Journ. of micr. Science T. XVIII. 1878.
69. Cosmovici, Glandes génitales et organes segmentaires des Annélides Polychètes. Archives de Zool. expérim. T. VIII. Paris 1879.
70. Ray Lankester, On intra epithelial capillaries in the Integument of the medicinal Leech. Quarterly Journ. of microscopical Science 1880.
71. Lang, Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Coelenteraten und Hirudineen. Mitth. aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. III. Leipzig 1882.
72. Perrier, Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres. Arch. de Zool. expérim. T. III. 1874 et T. XI. 1881.
73. Lang, Sur les relations des Platyelmes avec les Coelentérés d'un côté et les Hirudinées de l'autre. 1882.
74. Beddard, Note on some Earthworms from India. Annals and Magazine of natural history. 1883.
75. —— On the anatomy and histology of *Pleurochaeta Moseleyi*. Transactions of the royal society of Edinburgh. Vol. XXX. 1883.
76. Steen, Anatomisch-histologische Untersuchung von *Terebellides Stroemii*. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. Jena 1883.
77. Haswell, A monograph of the Australian Aphroditea. Proceedings of the Linnean Society. Sydney 1883.

78. Rosa, I Lumbricidi del Piemonte. Torino 1884.
79. Vaillant, Contribution à l'étude anatomique du Genre *Pontobdella*. Annales des Sc. nat. V. Série. T. XIII. 1870.
80. Bourne, Contribution to the Anatomy of the Hirudinea. Quarterly Journal of microscopical Science. 1884.
81. Vogt et Yung, Traité d'Anatomie comparée pratique; en publication.

Explication des Figures.

Planche 20.

Hirudo medicinalis.

Fig. 1. Partie antérieure de la sangsue médicinale.
vl vaisseau latéral; *vv* vaisseau ventral entourant la chaîne nerveuse; *g* premier ganglion de la chaîne. Du sommet des latéraux naissent les branches *a* allant se terminer dans le bord de la ventouse.

Fig. 2. Partie postérieure de la sangsue médicinale.
vl vaisseau latéral; *a* ramifications émises des latéraux et allant se rendre dans la ventouse.

Fig. 3. *vl* vaisseau latéral; *ll* branches latéro-latérales; *ld* branches latéro-dorsales se bifurquant dans le voisinage du dorsal *vd*; *d* branche née du dorsal croisant le quadrilatère pour se ramifier à la surface de la glande; *e* branche se ramifiant dans la glande; *c* retrécissement du latéral.

Fig. 4. Communication des latéraux entre eux sur la face ventrale.
vl vaisseau latéral; *la* latéro-abdominaux formant le quadrilatère; *a* branches émanant du quadrilatère et se rendant dans les téguments ventraux; *b* branche reliant les quadrilatères entre eux.

Fig. 5. Organe excrétoire et testicule.
g glande; *v* vésicule; *t* testicule; *vv* vaisseau ventral; *vl* vaisseau latéral; *a* vaisseau naissant de la glande et allant se déverser dans les téguments; *la* canal latéro-abdominal d'où partent plusieurs branches dont le but est d'irriguer la vésicule excrétoire; *cd* canal déférent; *lc* branche latéro-cardiaque; *lt* branche latéro-testiculaire; *cdo* branche cardio-dorsale; *cv* branche cardio-ventrale; *c* expansion moniliforme sanguine connue sous le nom de cœur.

Fig. 6. Terminaisons antérieures du ventral et du dorsal. Le ventral est un peu déjeté de côté.
vv vaisseau ventral; *vd* vaisseau dorsal; *r* premier renflement du vaisseau ventral; *a* branches qui partent du pied du renflement pour aller rejoindre les deux extrémités du dorsal *b*.

Fig. 7. Intestin gastro-iléal vu du côté ventral; *vd* vaisseau dorsal; *ald* première arcade latéro-dorsale; *ac* artère collatérale, *b* branche qui naît du dorsal, tourne sur la face ventrale de l'intestin pour se ramifier sur ses parois; *a* intestin gastro-iléal; *c* branche née de l'extrémité de la

valvule et des branches qui s'y rendent, et allant probablement se jeter dans le dernier renflement ganglionnaire.

Fig. 8. Canaux de la partie postérieure de l'intestin. Les lettres ont la même signification que dans la figure précédente.

Fig. 9. Communication entre les artères collatérales et les arcades latéro-dorsales ; *a* branche de communication. Les autres lettres ont la même signification que dans la figure 7.

Fig. 10. Quatre segments fendus par la face ventrale et étalés pour montrer la circulation superficielle ; *a* barrière dorsale ; *b* face dorsale de droite ; *c* champ latéral droit ; *d* demi-face ventrale de droite.

Aulastoma.

Fig. 11. Quatre segments de l'Aulastome ; *b* faces latérales et dorsales ; *d* demi face ventrale de droite.

Fig. 12. Communication antérieure des deux latéraux chez l'Aulastome. *vl.* canaux latéraux.

Fig. 13. Communication postérieure des deux latéraux chez l'Aulastome. *vl* vaisseaux latéraux.

Fig. 14. Canaux sanguins de la valvule spiroïde chez l'Aulastome.

Fig. 15. Face dorsale et latérale de l'Aulastome. *vd* vaisseau dorsal ; *vl* vaisseau latéral ; *cld* canaux latéro-dorsaux ; *c* branche tranverse reliant entre eux les latéro-dorsaux ; *a* petite branche, parallèle au dorsal, reliant deux quadrilatères successifs ; *b*, point de soudure de deux quadrilatères ; *ac* artères collatérales.

Nephelis.

Fig. 16. Communication antérieure entre les latéraux. *vl* vaisseau latéral ; *a* extrémité antérieure de la ventouse ; *vv* ventral ; *b* renflements ganglionnaires ; *c* orifice buccal.

Fig. 17. Communication postérieure entre les latéraux et entre le ventral et les latéraux. *vl* vaisseau latéral ; *vv* vaisseau ventral ; *a* point extrême du ventral d'où partent les branches *b* pour se rendre au canal marginal de la ventouse *c*, ce canal n'est que la continuation des latéraux.

Fig. 18. Partie moyenne du corps ; *vv* vaisseau ventral ; *vl* vaisseau latéral, *a* petite branche qui naît de chaque inflexion du latéral et qui en se dichotomisant pénètre dans les ampoules ; *b* branche partant d'un renflement ganglionnaire pour se jeter dans le latéral ; elles sont réunies entre elles par la branche *c*.

Fig. 19. *vl*, vaisseau latéral ; *a* branches qui en partent pour former le quadrilatère dorsal.

Fig. 20. Un lambeau de peau de la face dorsale pour montrer la circulation superficielle.

Pontobdella.

Fig. 21. Cette figure représente la circulation dans un zoonite sexué. *vd* vaisseau dorsal ; *vl* vaisseau latéral ; *vv* vaisseau ventral ; *r* renflement ganglionnaire d'où part le canal *vdo*, le ventro-dorsal. Du côté interne de la base du troisième renflement d'un latéral, nous avons le point

de départ des quatre canaux; *vt* vaisseau testiculaire; *t* testicule; le canal partant du testicule pour aller desservir la troisième branche issue du latéral; celle-ci, *c*, longe le latéral et émet un rameau, *d*, qui se jette dans le dorsal; *h*, canaux d'un dissépiment.

Fig. 22. Coupe longitudinale de la partie postérieure de l'animal.
vl vaisseaux latéraux; *vv* vaisseau ventral; *r* rectum duquel part un canal *a* qui va se jeter dans l'extrémité du ventral; *f* commissure reliant les deux latéraux; *c* branches émises des latéraux et qui vont constituer sur le pourtour de la ventouse le canal marginal *e*. De l'extrémité du ventral se détachent des branches allant déterminer le réseau sanguin de la coupe de l'organe de fixation *d*.

Fig. 23. Vue du plateau de la ventouse.
d intérieur de l'organe sillonné de capillaires; *e* canal marginal relié avec *d* au moyen des petites branches *a*.

Fig. 24. Extrémité antérieure de l'intestin gastro-iléal.
vd vaisseau dorsal se bifurquant dans les branches *b*; *vv'* branches émanant du ventral, se bifurquant; une des divisions fait le tour de la paroi de l'intestin, *a*, tandis que l'autre, *c*, descend en fournissant de nombreuses ramifications.

Fig. 25. Injection du rectum.
a branches dérivant du dorsal, *b* communication entre les branches précédentes; *c* vaisseau de réunion allant se jeter dans l'extrémité du ventral.

Fig. 26. Irrigation des verrues de la peau.

Fig. 27. Canaux qui partent de la base du troisième renflement latéral.
a canal de sortie se bifurquant en quatre; *vt* vaisseau testiculaire; *vdo* vaisseau ventro-dorsal; *c* canal longeant le latéral; *d* portion du troisième renflement latéral.

Clepsine.

Fig. 28. Partie postérieure d'une Clepsine adulte.
i intestin; *vl* vaisseaux latéraux; *a* branches qui partent de l'extrémité de l'intestin et vont former l'anneau marginal *b*.

Fig. 29. Quatre segments de la surface dorsale.
a canaux qui relient les latéraux entre eux et qui sont reliés entre eux par de petites branches *b*; *vl* vaisseaux latéraux.

Fig. 30. Clepsine injectée dont les téguments dorsaux ont été enlevés. *vd* vaisseau dorsal présentant en *a* un anneau.

Fig. 31. Même animal vu par la face ventrale.
vv vaisseau ventral émettant des ramifications se distribuant dans le parenchyme du corps de l'animal.

Lumbricus.

Fig. 32. La moitié antérieure du *L. terrestris* ouverte par la face dorsale.
g ganglions cérébroïdes; *ph* pharynx; *i* appendice de la vésicule séminale; *p* poche séminale; *e* estomac; *gm* gésier musculaire; *in* intestin proprement dit; *vd* canal dorsal; *sn* canal sus-nervien; *cl* canaux latéraux de la chaîne ganglionnaire ou canaux nerviens; *o* organes segmentaires; *s* septum ou cloison interannulaire; *c* cœur.

Fig. 33. Un cœur du côté gauche chez le *L. terrestris*.
vd canal dorsal; *sn* canal sus-nervien, *a* corps du cœur.

Fig. 34. Un cœur du côté droit chez le *L. trapezoïdes*.
vd canal dorsal, *sn* canal sus-nervien, *a* ampoules.

Fig. 35. Terminaison antérieure du sus-nervien et des vaisseaux latéraux de la chaîne. *sn* sus-nervien; *cl* canaux latéraux de la chaîne nerveuse; *sni* branches que le sus-nervien détache pour injecter le pharynx; *snp* branches émanant du sus-nervien et allant se ramifier dans la peau; *ap* anneau sanguin péripharyngien formé par le sus-nervien; *g* ganglions cérébroïdes.

Fig. 36. Région des cœurs.
vd vaisseau dorsal; *sn* canal sus-nervien; *c* cœurs; *it* canal intestino-tégumentaire; *ii* branches de ce canal se rendant dans l'intestin au niveau de la première glande de Morren; *is* branche dérivant de l'intestino-tégumentaire et allant irriguer les appendices des vésicules séminales, *sno* tronçons du canal sous-nervien; *sd* branche sortant indirectement de l'intestino-tégumentaire et se jetant dans le dorsal; *ip* branche que fournit l'intestino-tégumentaire au niveau de chaque cœur; *cp* branches cardio-peaucières.

Planche 21.

Fig. 37. Une portion des parois de l'œsophage pour en faire voir l'injection.

Fig. 38. Injection des parois de la première glande calcifère ou de Morren.

Fig. 39. Un des appendices des vésicules séminales.
a branche émanant de l'intestino-tégumentaire; *b* canal se rendant à la base du quatrième cœur.

Fig. 40. Une portion de la région des cœurs dont on a enlevé l'intestin pour faire voir les canaux de la face ventrale.
sno sous-nervien vu par transparence à travers la chaîne nerveuse, *b* branche émise de la base de chaque cœur; *c* branches coupées provenant du sus-nervien, celui-ci est enlevé; *d* branche provenant de la base de chaque cœur, celle-ci s'étend en se ramifiant dans les téguments, tandis que la branche *b* forme le soi-disant canal longitudinal; *h* branches de communication entre les latéraux de la chaîne; *g* canal de communication entre la branche *b* et le sous-nervien; *i* petite branche reliant le sous-nervien aux latéraux de la chaîne.

Fig. 41. Injection de la seconde et troisième paire de glandes de Morren.
vd canal dorsal; *a* petit vaisseau émis du canal dorsal et longeant la glande; *b* sinus s'étendant entre les deux glandes et dans lequel se déversent les branches *c*.

Fig. 42. Injection en forme de palissade.
a espaces sanguins longitudinaux reliés entre eux par les espaces transversaux *b*; *c* espaces intersanguins.

Fig. 43. Injection de la partie extérieure de la paroi du gésier musculaire.
vd vaisseau dorsal; *a* branches qui font le tour de l'organe.

Fig. 44. Deux segments dans la partie de l'intestin proprement dit.
vd canal dorsal; *ds* canal dorso-sus-nervien; *di* canal dorso-intestinal se ramifiant sur les parois de l'intestin en un réseau à mailles rectangu-

laires ; *g* branche qui, remontant de la face ventrale de l'intestin, se continue par une courbe à la face extérieure du typhlosolis où souvent elle y détermine une ampoule de laquelle partent dans toutes les directions de nombreux canaux.

Fig. 45. Circulation sanguine dans les septa du *L. trapezoïdes*.
vd tronçons du canal dorsal ; *ds* dorso-sous-nervien. Celui-ci émet une branche *a* qui se bifurque à la surface de la peau ; de ces nouvelles branches en partent d'autres à angle droit, *bb*, celles-ci longent la peau jusqu'au niveau de la motié du segment où elles peuvent entrer en relation avec celles du segment suivant ; *c* branches d'irrigation des organes excréteurs.

Fig. 46. Coupe théorique à travers l'intestin pour montrer la relation existant entre les canaux de la surface de l'intestin et ceux de la surface du typhlosolis.
vd canal dorsal ; *di* branche dorso-intestinale, *dt* branches courant sur les parois du typhlosolis où elles se déversent à sa face ventrale dans le tronc *a* ; *i* paroi de l'intestin ; *t* paroi du typhlosolis ; *p* paroi du corps.

Fig. 47. Injection de la paroi du typhlosolis du *L. trapezoïdes*.
a canaux provenant de la face latérale de l'intestin au niveau de chaque inter-segment et se ramifiant sur le typhlosolis sans donner lieu à une ampoule ; *b* canal ventral du typhlosolis.

Fig. 48. Injection de la paroi du typhlosolis du *L. terrestris*, vu du côté intérieur.
a canaux atténués à leur origine, se divisant avant de se jeter dans le canal ventral du typhlosolis *b* ; *c* canaux qui partent du canal ventral pour remonter en suivant la face opposée et se jeter dans le dorsal. La figure représente un peu plus d'une moitié de la face interne du typhlosolis.

Fig. 49. Relation entre les canaux longitudinaux dans un segment du milieu du corps ; *ds* canal dorso-sous-nervien ; *c* petite branche que le dorso-sous-nervien donne aux latéraux de la chaîne ; *b* canal de communication entre le dorso-sous-nervien et le sus-nervien ; *sn* sus-nervien ; *sno* sous-nervien ; *lc* canaux nerviens ou latéraux de la chaîne.

Arenicola.

Fig. 50. *Arenicola piscatorum* ouvert par la face ventrale.
vv vaisseau ventral ; *vp* branche ventro-pédieuse ; *vd* vaisseau dorsal ; *ph* pharynx ; *c* cœur ; *li* vaisseau latéro-intestinal ; *e* estomac ; *d* branche émanant du ventral pour se rendre à la base de la branchie ; *f* branche émanant du dorsal pour aller à la base de la branchie ; *v* organes de la génération ; *b* branches doubles et parallèles rejoignant le ventro-pédieux au nervien de gauche.

Fig. 51. Extrémité antérieure.
vd vaisseau dorsal se reliant au ventral principalement par la branche *a* ; *vv* vaisseau ventral ; *vn* vaisseaux nerviens ; *b* première eloison.

Fig. 52. Un organe de la génération avec les vaisseaux qui s'y jettent.
b Partie allongée de l'organe ; *v* vésicule ; *c* branche émanant du ventral et détachant le rameau *a*, celui-ci va au pied sétigère et se met en relation avec l'extrémité du dorso-pédieux.

Fig. 53. Vaisseaux émanant du ventral et d'un sous-intestinal.
vv vaisseau ventral; *vs* vaisseau sous-intestinal de droite; *a* filaments terminés en cœcum.

Fig. 54. Portion extérieure latérale du corps.
b branchies; *a* canal partant d'un ventro-branchial, descendant en obliquant du côté ventral, il émet un petit tronc *c* qui court le long de la face latérale de l'animal, et par son extrémité se rejoint au nervien correspondant *d*; *d'* nervien de l'autre moitié du corps.

Fig. 55. Injection d'une des dernières branchies.
vd vaisseau dorsal; *i* intestin; *vv* vaisseau ventral. Du dorsal part dans la direction de la branchie le canal *dp*; du sous-intestinal sort le vaisseau *vp*, il se rejoint au précédent et supporte le bouquet de filaments en cœcum, du dorso-pédieux *dp* part un rameau *a* qui aboutit au nervien correspondant; *c* branche longeant les flancs de l'animal.

Fig. 56. Extrémité postérieure de l'animal.
vd vaisseau dorsal; *vv* vaisseau ventral; *a* branches de communication.

Fig. 57. Extrémité antérieure des vaisseaux nerviens.
ph pharynx coupé et rejeté en haut; *vd* vaisseau dorsal; *vn* vaisseaux nerviens; *a* masse cérébroïde.

Fig. 58. Position des organes dont la fonction n'est pas connue; *a, d, b,* organes en forme de pepin de pomme; *e* organe en coecum.

Fig. 59. Injection d'un organe en forme de pépin.

Fig. 60. Injection du commencement de l'estomac. Celui-ci a été ouvert par la face ventrale; vue intérieure.
li vaisseaux latéro-intestinaux; *vi* vaisseau sous-intestinal; *vi'* l'autre vaisseau sous-intestinal; *vd* vaisseau dorsal. Toutes ces branches sont réunies entre elles par des canaux de communication *a*.

Fig. 61. Vue externe de l'estomac. Les parois sont sillonnées de petits canaux.

Fig. 62. Un fragment de branchie.
a rayon primaire renfermant les vaisseaux sanguins; *b* rayons secondaires, *c* cuticule transparente.

Planche 22.

Fig. 63. Extrémité d'un rayon branchial.
a un canal sanguin, *b* l'autre canal sanguin; *c* cuticule.

Fig. 64. Un canal sanguin en cœcum.
a canal; *b* enveloppe du canal.

Terebella.

Fig. 65. *Terebella Meckelii* ouverte par la face dorsale.
br branchies; *b* organes de la géneration; *c* cœur; *co* branche cardio-œsophagienne; *a* premier anneau sanguin péri-intestinal; *a'* second anneau sanguin péri-intestinal; *vs* vaisseau sous-intestinal; *vd* vaisseau dorsal; *vv* vaisseau ventral; *f* filaments tentaculaires.

Fig. 66. Extrémité d'une branchie.
a un des vaisseaux sanguins, *a'* l'autre vaisseau sanguin, *cv* cils vibratiles.

Spirographis.

Fig. 67. Quatre segments dont les téguments dorsaux et l'intestin ont été enlevés.
vv vaisseau ventral émettant dans le voisinage de chaque cloison de chaque côté un canal décrivant de nombreuses circonvolutions et finissant par aboutir dans le voisinage de la base du paquet de soies.

Fig. 68. Quelques segments dont on a enlevé une partie des téguments dorsaux; *a* canal longitudinal décrivant de nombreux zigzag; *b* branche partant du sommet de chaque angle rentrant pour se diriger du côté de la ligne médiane dorsale; *c* branche partant du sommet de chaque angle sortant pour se diriger dans les flancs de l'animal.

Fig. 69. Portion d'un filament branchial.
sq squelette cartilagineux supportant deux prolongements se rendant dans les branchioles; *a* base renflée du prolongement; *b* corps du prolongement; *v* vaisseau sanguin unique.

Fig. 70. Portion d'une branchiole.
cv petits cils vibratiles; *sq* squelette cartilagineux; *a* vaisseau sanguin unique; *cv'* longs cils vibratiles dont quelques-uns sont déployés.

Protula.

Fig. 71. *Protula intestinum* grandeur naturelle.

Fig. 72. Un vaisseau sanguin pénétrant dans la membrane et s'y ramifiant.

Fig. 73. Une portion d'un filament branchial; on n'aperçoit pas le squelette cartilagineux; il n'y a qu'un seul canal sanguin *a*.

Fig. 74. Portion d'une branchiole.
a canal sanguin unique; *b* cils vibratiles, on n'en observe que d'un côté.

Nephthys.

Fig. 75. Partie antérieure d'un *Nephtys* ouverte par la face dorsale.
vd vaisseau dorsal; *vv* vaisseau ventral; *vp* branche dorso-pédieuse.

Fig. 76. Une portion de l'intestin avec ses canaux sanguins.
vd vaisseau dorsal; *vv* vaisseau ventral; *dp* branche dorso-pédieuse coupée après un court trajet; *i* branche émise de la dorso-pédieuse et allant se bifurquer à la surface de l'intestin.

Fig. 77. Figure destinée à montrer le trajet des branches dorso- et ventro- pédieuses.
vd vaisseau dorsal; *vv* vaisseau ventral; *dp* branche dorso-pédieuse; *vp* branche ventro-pédieuse; *a* tronc séparant l'extrémité des deux branches *dp* et *vp*; *vn* vaisseaux nerviens recevant les ramifications *b*.

Fig. 78. Partie antérieure de l'animal pour montrer le cours du vaissau dorsal.
vd vaisseau dorsal quittant la surface de l'intestin pour s'elever vers la peau au sommet des muscles de la trompe; il se divise en deux ramifications. Celles-ci, après un trajet parallèle, descendent chacune d'un côté de la trompe en décrivant le lacet *a*; *vv* vaisseau ventral.

Fig. 79. Vaisseaux sanguins traversant l'ovaire.

Fig. 80. Pied du côté gauche de l'animal avec la branchie *b* qui y est suspendue.

Fig. 81. Branchie.
cv cils vibratiles; *c* canaux en cœcum à la base de la branchie; *b* les deux canaux sanguins de l'intérieur de l'organe respiratoire.

Siphonostoma.

Fig. 82. *Siphonostoma* ouvert par la face dorsale.
t tentacules, *o* orifice buccal; *s* soies de la cage céphalique, *ft* filaments tentaculaires, *og* organes de la génération; *in* estomac; *vv* vaisseau ventral se terminant par un anneau péri-pharyngien, l'œsophage dans sa partie supérieure a été enlevé; *c* canal contractile dorsal aboutissant à l'estomac; il en part deux canaux *b* et *d*, allant s'accoler à la face dorsale de la peau, ils reçoivent les canaux ventro-pédieux; *v* vaisseaux doubles courant à la face inférieure de l'intestin; *a* branche émanant du ventral et se rendant sur le pourtour de l'estomac; *k* branche émanant du ventral et se rendant sur la surface de l'intestin qu'elle longe un moment.

Fig. 83. Portion de branchie dans sa partie médiane.
cv cils vibratiles, *a* ampoules sanguines de chaque côté d'un canal.

Fig. 84. Extrémité d'un filament de branchie.
cv cils vibratiles, *c* canal de droite se continuant directement dans celui de gauche *c'*.

Fig. 85. Base d'un des deux groupes de branchies.
a petits canaux allant se rendre dans les filaments branchiaux; *b* canal d'où ces petits canaux naissent et qui lui-même dérive du cœur contractile; *c* branche se rendant au tentacule.

Fig. 86. Région céphalique du Siphonostome.
s soies de la cage céphalique; *o* orifice de la bouche; *l* lèvres; *br* branchies; *t* tentacules.

Fig. 87. Injection d'une partie des parois œsophagiennes.

Fig. 88. Relation du cœur contractile avec les parois de l'estomac; *c* extrémité du cœur.

Fig. 89. Canaux sanguins de la paroi de l'intestin immédiatement après l'estomac.
c canaux ou espaces sanguins déterminant par leur rencontre des petits réservoirs *b*.

Fig. 90. Fragment de peau des faces ventrales et latérales, auquel est attaché le ventral *vv* et les ventro-pédieux *vp*; *a* coude que fait chaque ventro-pédieux à la base du pied; *b* soies dorsales; *c* soies ventrales.

Fig. 91. Un organe mâle de la génération vu par sa face inférieure.
a canal dérivant du ventral et pénétrant dans l'organe en suivant le sillon *b*.

Fig. 92. Face dorsale du même organe; *a* extrémités vésiculiformes des canalicules.

Fig. 93. Canal sanguin isolé sur une partie de son trajet.
a branche parcourant le sillon de l'organe mâle; *b* branches pénétrant dans la masse de l'organe et se terminant chacune par une ampoule *c*.

Fig. 94. *Siphonostoma diplochaïtos*, grandeur naturelle.

Hermione hystrix.

Fig. 95. Injection du canal qui se trouve sous la chaîne nerveuse de la *Hermione hystrix*; *a* canal; *b* canal qui correspond aux nerfs pédieux de DE QUATREFAGES; *c* canal correspondant aux branches musculo-cutanées.

Pontobdella.

Fig. 96. *Pontobdella verrucosa*, un peu plus grande que la grandeur naturelle.

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 23—24.

IX. Die Bedeutung der unpaaren Flosse für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der *Tunicaten* und des *Amphioxus*, und die Reste der Beckenflosse bei *Petromyzon*.

Die VI. Studie beschäftigte sich mit der Feststellung des morphologischen Werthes der Flossen, widerlegte die Archipterygiumtheorie Gegenbaur's und Huxley's, vervollständigte die Faltentheorie Thacher-Mivart-Balfour's, und suchte die Natur der unpaaren Bauch- und Rückenflosse als verschmolzener paariger Flossen zu erweisen. Die folgenden Studien behandelten die Analyse des Hyoidbogens; in ihnen ward versucht, die Thyreoidea als unpaar gewordenen Kiemensack aufzufassen und die genealogischen Beziehungen zwischen der Schilddrüse der Selachier und Cyclostomen, und des Endostyls der Leptocardier und Tunicaten festzustellen. Dabei ergab sich als Wegweiser die Umwandlung des Pseudobranchialsackes der Cyclostomen in einen Wimpercanal, der sich mit der Schlundwimperrinne der Tunicaten homologisiren ließ. Das Problem der Rückführung der Tunicaten auf fischähnliche Vorfahren gewann dadurch eine concrete Gestalt, und ließ eine Weiterführung hoffen, durch welche die Degenerationshypothese zur Gewissheit erhoben werden könnte.

Ich will nun versuchen, einen zweiten nicht minder zuverlässigen Beweis für die Richtigkeit derselben aus der Natur der Flossen herzuleiten, und dabei zugleich einigen Einwürfen begegnen, die mir mündlich und schriftlich gegen meine Flossentheorie gemacht wurden. Dabei werde ich aber nicht nöthig haben, sehr umständlich zu verfahren, weil eine eingehende Bearbeitung der unpaaren Flosse der Selachier seitens

des Herrn Dr. Paul Mayer in dieser Zeitschrift erschienen ist, welche, die neue Bahn verfolgend, Bestätigung der von mir dargelegten thatsächlichen Verhältnisse bringt, und einige neue Argumente zur Discussion stellt.

Wenn es richtig ist, dass die unpaare Schwanzflosse der Fische aus der Verwachsung der hinter dem After gelegenen homodynamen Partien der paarigen Flossen hervorgegangen ist, so muss auch die unpaare Flosse der Cyclostomen aus paarigen Flossen hervorgegangen sein. Nun sind aber keine Spuren der Brust- und Beckenflosse der Cyclostomen bisher bekannt gewesen, — im Gegentheile, alle Autoren haben mit besonderem Nachdruck darauf bestanden, dass die Abwesenheit der paarigen Flossen die Cyclostomen zu primitiven Vertebraten stempelte, »die noch nicht Flossen entwickelt hätten«.

Es fiel Niemand ein, bestimmt zu fragen, wie denn ein Thier von der Größe und Complication der Cyclostomen sich noch nachträglich so fundamental in die Organisation eingreifende Einrichtungen beschaffen könne, wie es Brust- und Beckenflossen seien: die bisher bestehenden Anschauungen ließen es zu, dass man sich mit den Ausdrücken »Neubildung« oder »Anpassung« befriedigte, ohne weiter zu fragen, wie sich denn ein Organ neu bilden könne, oder was sich denn und zugleich auf welche Weise sich etwas bereits Bestehendes zu Flossen »anpassen« könne. Die Archipterygiumtheorie feierte damals ihre größten Triumphe und das »Wandern« der Beckenflosse von vorn nach hinten begegnete einem bereitwilligen Glauben, der sich im Grunde wohl nur als Glaube an die Autorität Prof. Gegenbaur's bezeichnen lässt.

Die Frage nach dem Ursprung der Extremitäten ward der Anstoß für mich, mittels der Formulirung des Princips des Functionswechsels den Zweifeln zu begegnen, die Mr. St. George Mivart gegen die Darwin'sche Theorie äußerte, als er es für schwer verständlich erklärte, wie die naturgemäß functionslosen Anfänge von Extremitäten an einem Thier wie *Amphioxus* durch die natürliche Züchtung zu den heutigen Flossen der Fische hätten entwickelt werden können (siehe Ursprung der Wirbelthiere p. 61).

Wie recht er mit diesem Einwurf hat, wird wohl immer bereitwilliger anerkannt, und dadurch zugleich der Boden geebnet werden zu den nachfolgenden Erörterungen, die eben beweisen sollen, dass gar keine Brust- und Beckenflossen an Cyclostomen etc. neugebildet zu werden brauchten, vielmehr die von ihren Fischvorfahren überkommenen fast völlig zu Grunde gingen.

In der VI. Studie suchte ich zu beweisen, dass die dem Ursprung nach identischen Elemente, welche in die Bildung der Brust- und Becken-

flosse eingehen, d. h. also vor Allem die Muskeln, Nerven und Knorpel dieser Flossen, sich in serialer Wiederholung auch in der unpaaren Schwanzflosse wiederfinden, dass aber zufolge des Ausfallens des Postanaldarms diese paarigen Elemente in der Mittellinie zusammentreten und die unpaare Schwanzflosse bilden. Meine Auseinandersetzung hat eine Lücke geboten: ich vermochte bei den Selachiern nicht mit Sicherheit nachzuweisen, ob Muskelknospen, wie sie sich zur Bildung der Brust- und Beckenflossenmusculatur von den entsprechenden Urwirbeln abschnüren, auch wirklich für die Schwanzflosse entstehen, oder ob die entsprechenden Zellpartien der Urwirbel, ohne sich erst als Knospen abzuschnüren, direct zu den Muskeln der Schwanzflosse werden. Obschon meiner Meinung nach diese Lücke kein ernstes Argument gegen meine These sein kann, so blieb es doch sehr wünschenswerth, den Thatbestand genau festzustellen, ganz besonders im Hinblick auf die mir gemachten Einwürfe, die unpaare Flosse der Teleostier sei auch vor dem After vorhanden zwischen Brust- und Beckenflosse, könne also nicht aus dem Zusammenrücken der letzteren entstanden sein. Dies ist in der Arbeit von Dr. P. Mayer geschehen, auf die ich schon oben verwies (vgl. Mitth. a. d. Z. St. VI, p. 240): hier aber möchte ich zur Sprache bringen, dass wenn es mir auch bei Selachiern nicht gelang, die Herkunft der Musculatur der unpaaren Schwanzflosse aus abgelösten Muskelknospen der Urwirbel zu erweisen, dies mit Leichtigkeit bei Teleostiern gelingt, bei denen unmittelbar hinter dem After eine Reihe von Urwirbelsegmenten an ihrem vorderen unteren Winkel zu langen Muskelknospen auswachsen, aus welchen die Musculatur der sog. Afterflosse wird, ähnlich wie die einzelnen Rückenflossen ihre Musculatur aus dorsalen Knospen empfangen.

Es ist nun sehr interessant zu beobachten, dass diese Knospen von Hause aus als Kuppelzellen, dorsal wie ventral, der Urwirbelzellmassen erscheinen und als solche einen embryonalen Charakter beibehalten, während die übrigen Zellen der Urwirbel sich bereits zu Muskeln umgewandelt haben. Als solche Kuppelzellen beharren aber diejenigen, aus denen später die Musculatur der Beckenflosse der Teleostier hervorgeht, noch lange nachdem die Afterflosse schon in den Besitz ihrer Knospen, ja sogar ausgebildeter Musculatur gekommen ist, so dass sich bei Teleostiern ein umgekehrtes Verhältnis ergibt als bei Selachiern. Die letzteren bilden die Beckenflosse aus, ehe die After- und Schwanzflossen ihre Musculatur empfangen, welche letztere, ohne sich zu besonderen Muskelknospen abzuschnüren, später direct vom Urwirbel ihre Muskeln empfangen, während die Teleostier die Afterflosse durch

Muskelknospen mit Musculatur versorgen, ehe die Beckenflosse damit versehen wird, die erst später dazu gelangt und nun wiederum ihrerseits ohne Vermittelung von Muskelknospen, direct durch Einwachsen der Musculatur vom Urwirbel aus, wie sich leicht an Lachs- und Forellenembryonen nachweisen lässt.

Hieraus ergiebt sich also zur Evidenz, dass die Abschnürung besonderer Muskelknospen nicht erforderlich ist, um die Homodynamie der Flossenmusculatur zu erweisen, und es folgt daraus, dass in der That die Musculatur der Afterflosse und die der Beckenflosse aus homodynamen Theilen der Urwirbel entstehen. Diese Feststellung ist von großer Wichtigkeit für die Frage nach der Herkunft der unpaaren Flosse. Gleich nach der Publication meiner VI. Studie ward mir von Prof. Carl Vogt der Einwurf gemacht, »die unpaare Flosse könne darum nicht aus der Verschmelzung der paarigen hervorgegangen sein, weil bei Teleostiern dieselbe sich weit vor dem After bis nahe an die Brustflosse hin erstrecke«. Derselbe Einwurf ward mir brieflich von meinem Freunde Mr. Cunningham wiederholt, und findet sich gedruckt in seiner Critical Note on the latest Theory in Vertebr. Morphol. Proc. R. S. Edinb. 83/84 p. 759—765.

Ich konnte darauf erwiedern, dass mir dieser Theil der unpaaren Flosse eben so bekannt sei, wie Jedem, der sich auch nur kurze Zeit mit der Embryologie der Teleostier befasst habe; dass ich aber Gründe hätte, ihn, wie überhaupt die eigentlichen Hautfalten der unpaaren Bauch- und Rückenflossen für eine mehr embryonale, — also um mich der modernen Ausdrucksweise zu bedienen — cänogenetische Bildung zu halten, hervorgerufen durch das Bedürfnis der Gleichgewichtsstellung der Embryonen beim Vorhandensein des großen Dottersackes. Ich verlangte, als wirklichen Gegengrund, den Nachweis von Musculatur in diesem praeanalen Theil der Bauchflosse: so lange dieser Nachweis ausbliebe, so lange wäre meine Auffassung nicht erschüttert.

Denn in der That ist die Musculatur das Wesentliche der Flossen, wie die Blutgefäßschlingen das Wesentliche der Kiemen sind, deren Epithel, wie ich an anderer Stelle (VI. Studie, p. 140 u. 141) erörterte, je nach den Verhältnissen vom Ectoderm oder Entoderm abstammen kann, ohne dass die Homologisirung der Kiemen selbst dadurch unmöglich gemacht werde. Lässt sich also die Identität in den Ursprungsverhältnissen der Musculatur der paarigen und unpaaren Bauchflossen erweisen, so ist ihre Identität überhaupt erwiesen, und es bleibt nur übrig, die phylogenetischen Processe an der Hand des Functionswechsels zu kennzeichnen, welche zu ihrer so verschiedenen Ausbildung geführt haben.

Ich habe den Hauptgrund zur Bildung der unpaaren Flosse aus

paarigen Elementen in der Umformung des hinteren Leibesabschnittes des ganzen Wirbelthierkörpers zu einem hauptsächlich der Locomotion dienenden Organe gesucht. Dazu machte sich dieser Abschnitt fähig durch die Verlegung des Afters vom hinteren Leibesende an eine Stelle des Rumpfes.

Gegen diese Auffassung ist von verschiedener Seite Einspruch erhoben worden. Kürzlich hat Dr. O. SEELIGER in seiner »Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien« (Jen. Zeitschr. f. Naturw. XVIII, p. 594) sich folgendermaßen ausgesprochen:

»— *im Gegentheile muss man sich, wenn man Dohrn's Ansicht für die richtige hält, über den ganz auffallenden Mangel jeglichen Bindegliedes zwischen Amphioxus und Appendicularien wundern und wird vergeblich versuchen, diese Degenerationsreihe irgend wie in der Ontogenie wiederzufinden, welche gerade einen ganz anderen Entwicklungsgang andeutet. Zudem glaube ich, dass eine derartige Degeneration einen schwer vorstellbaren physiologischen Process darstellt. Es soll nämlich der Darmtractus in einer großen Anzahl von Rumpfsegmenten bis auf einen Zellstrang schwinden, dagegen die Chorda, das Nerven- und Muskelsystem, Organe also, die gerade nur vom Darme aus ernährt werden können, persistiren. Diese so bedeutend rückgebildeten Segmente sollen den Larvenschwanz bilden, der physiologisch nichts weiter mehr als ein Locomotionswerkzeug repräsentirt.*«

Es scheint, Herr Dr. SEELIGER hat, ehe er die Phylogenie der Ascidien studirte und erörterte, keine Notiz von den Fortschritten der Wirbelthier-Embryologie genommen, er würde sonst nicht so verwundert darüber sein, dass der Darm aus einer großen Anzahl von Rumpfsegmenten schwinden, Chorda, Medullarrohr und Urwirbel aber darin beharren soll. Es handelt sich gar nicht um ein Schwinden sollen, sondern um ein thatsächliches Schwinden. Hätte Dr. SEELIGER den »Ursprung der Wirbelthiere« gelesen, so würde er auf p. 25 gefunden haben, dass dort bereits die Thatsache des Schwindens angegeben wird, die sich aus GOETTE's und BALFOUR's von mir oft wiederholten Beobachtungen ergibt. In der VI. Studie (p. 175) habe ich genauere Citate gemacht, und kann Dr. SEELIGER versichern, dass nichts leichter ist, als dies Schwinden des postanalen Darmabschnitts zu beobachten. Dabei zeigt sich, dass dicht hinter dem After der postanale Darmabschnitt sich verengert, an einzelnen Stellen sogar das Lumen gänzlich verliert und in Stücke zerfällt, die allmählich, nachdem sie eine Zeit lang als kleine Follikel mit innerem Hohlraum bestanden haben, resorbirt werden. Das hinterste Stück beharrt am längsten, aber schließlich geht es auch zu

Grunde. Dagegen bleibt die Chorda, das Nervensystem und die Leibesmusculatur bestehen, wie männiglich bekannt ist. Was also diesen Process so »schwer vorstellbar« machen soll, ist mir unerfindlich, und was es heißen soll, dass »diese Organe gerade nur vom Darme aus ernährt werden können«, verstehe ich noch weniger. Ich glaubte, dass sie vom Blutgefäßsystem aus ernährt würden, und dass letzteres die Nahrung an alle noch so entfernt vom Darm liegenden Organe bringe. Und was für die Selachier wirklich und thatsächlich besteht, wird auch wohl für die Vorfahren der Ascidien bestanden haben können, wenn anders dieselben auf Fischvorfahren zu reduciren oder in diesem Falle richtiger zu completiren sind.

Sehr bestimmt gegen meine Gesammtauffassung hat sich ferner Mr. A. Sedgwick in seinem bekannten Aufsatz »On the origin of segmentation« (Quart. Journ. of Micr. Sc. 1884) ausgesprochen. Die Opposition, die Mr. Sedgwick macht, ist mir aber nicht so verständlich geworden, dass ich daraus mit Sicherheit entnehmen könnte, ob er eben so entschieden die Neubildung des Afters der Vertebraten perhorrescirt, wie die des Mundes. Wenn aber seiner Darstellung nach der ursprüngliche Mund + After der Vertebraten die ganze Länge des offenen Neuralcanales einnahm, so muss der After jedenfalls identisch mit dem Lumen des neurenterischen Canales sein, wo derselbe sich in den Darm öffnet. Da nun aber dieser Canal sich schließt und keine secundäre Öffnung nach außen erlangt, die als After fungiren könnte, so bleibt nichts übrig als anzunehmen, dass ein neuer After sich gebildet hat. Auf p. 33 seiner Schrift sagt Mr. Sedgwick aber: *»it will be evident from the above hypothetical account of the origin of the Vertebrata, that I believe that the mouth and anus of Vertebrata are homologous with the corresponding structures in the Invertebrate segmented animals«*. Dann aber stehen wir wieder der heiklen Frage gegenüber: wie erklärt Mr. Sedgwick den postanalen Darm der Vertebraten? Es ist nachgewiesen — und ich betonte das schon in der VI. Studie —, dass der Nebendarm sich eben so wie die Chorda aus dem postanalen Darmabschnitt bildet, dass ersterer ziemlich nahe an dem neurenterischen Canal in den Postanaldarm einmündet, und eben so, nach Eisig's Forschungen, nicht weit vom wirklichen After der Anneliden in den Darm ausläuft. Also wenn der After der Anneliden aboralwärts von dieser Einmündung sich findet, — wie kann er plötzlich bei den Wirbelthieren so weit oralwärts wandern?

Wie man sich stellen mag — die allgemeineren Hypothesen Sedgwick's lasse ich einstweilen aus dem Spiel, wie Alles, was mit der Gastraea- und Coelomtheorie zu thun hat —: um unbeschränkte Anerken-

nung der einstmals bestanden habenden, vollwichtigen Functionirung des Postanaldarms kommt man nicht herum, und dann muss man auch eo ipso bereit sein zuzugeben, dass die für die unpaare Flosse abgegebenen Muskelpartien beträchtlich weiter aus einander lagen, als es jetzt der Fall ist, und wird sich unschwer entschließen können, zuzugeben, dass sie auf eine ehemals paarige Structur deuten.

Für die Frage nach der genealogischen Stellung der Cyclostomen, Leptocardier und Tunicaten ist diese Feststellung aber von hohem Werthe. Allen dreien sind die paarigen Extremitäten abgesprochen worden und wie ich schon früher hervorhob, hat Gegenbaur noch ganz besonderes Gewicht darauf gelegt, »*dass die Gliedmaßen den Cyclostomen fehlen ohne jede Spur, so dass der Mangel nicht aus einer Rückbildung erklärt werden kann*« (Morph. Jahrb. II, p. 416). Lässt sich also die unpaare Flosse mit Sicherheit auf die Verwachsung oder Verschmelzung paariger Anlagen zurückführen, so wird dadurch zugleich auch bewiesen, dass diese paarigen Anlagen den Cyclostomen zukamen, dass sie also auch einstmals Becken- und Brustflossen besessen haben müssen, genau so wie alle übrigen Fische.

Und in der That, untersucht man die Cyclostomen mit Bezug auf den Ursprung der Musculatur ihrer unpaaren Flosse, so ergiebt sich ein Thatbestand, der völlig identisch mit dem der Selachier und Teleostier ist. Auch bei *Ammocoetes* finden sich die Kuppelzellen sowohl auf der dorsalen wie der ventralen Spitze der Urwirbelmassen, und auch hier bleiben sie in embryonaler Gestalt liegen, während alle übrigen Zellen der Urwirbel ihre gewebliche Differenzirung durchmachen (Fig. 1—3). Die Zellen bilden anfänglich nur eine dünne Schicht auf den dorsalen Enden der Urwirbel, auf den ventralen sind sie nur mit Mühe in sehr geringer Zahl zu erkennen. Und sehr lange Zeit, weit über die Embryonalstadien hinaus, bleiben sie noch als Embryonalzellen erkennbar: erst bei *Ammocoetes* von 1—2 cm Länge (Fig. 4) kann man ihre Umwandlung in kleine Muskelbündel unterscheiden, ihre volle Entwicklung in kräftige Muskeln erlangen sie aber erst mit der definitiven Umwandlung in das Petromyzonstadium, wo ja auch die unpaare Flosse selbst eine viel stärkere Ausbildung erlangt (Fig. 8*a*).

Diese Zellen sind also die Homologa der dorsalen und ventralen Muskelknospen, aus denen bei Selachiern und Teleostiern die Muskeln der paarigen und unpaaren Flossen hervorgehen. Da sie nun auf dem Rücken, besonders auf der hinteren Hälfte desselben zu wirklichen

Muskeln der unpaaren Flosse sich entwickeln, so folgt daraus, dass sie auch am Rumpfe sich einstmals zu den Muskeln der paarigen Flossen entwickelt haben müssen, aber bei dem allgemeinen Degenerations- und Reductionsprocess, den die Cyclostomen durchgemacht haben, auch verschwunden sind.

Ist es mir nun auch bisher nicht gelungen, irgend eine Spur der verlorenen Brustflosse aufzufinden, — außer den ventralen Kuppelzellen, welche an allen Segmenten des Rumpfes, also auch an denjenigen sich finden, welche bei den Fischvorfahren der Cyclostomen die Brustflossenmusculatur lieferte — so bin ich doch geneigt, in einer sehr deutlich ausgeprägten Structur des *Petromyzon* Reste der Beckenflosse zu erkennen.

Vergleicht man die Configuration des Afters der Cyclostomen mit derjenigen der anderen Fische, so gewahrt man zwei deutliche Längswülste, welche bei den ersteren die Afteröffnung einschließen (Fig. 5). Diese Wülste fehlen den eigentlichen Fischen. Auf dem Querschnitte machen dieselben durchaus den Eindruck zweier nicht zur vollen Entwicklung gelangten Beckenflossen. Stellt man sich vor, dass die Beckenflossen eines Selachiers oder Teleostiers an dem aboralen Ende sich nicht von dem Zusammenhange mit der Körperwandung ablösten, und ihre Basis dadurch nicht einengten, so würden sie ein ähnliches Bild gewähren wie die beiden Afterwülste der Cyclostomen. Bei den Teleostiern wird der Vergleich noch dadurch erleichtert, dass, wie schon oben bemerkt, die Beckenflosse anfänglich nur als Aussackung der Körperwand besteht, inwendig erfüllt von embryonalen Bindegewebszellen, ohne dass sich Muskeln, Knorpel oder Nerven in dieselben begeben. Erst bedeutend später geschieht das Letztere. Stellte man sich vor, dass es gänzlich unterbliebe, so würden die beiden Beckenflossenrudimente der Teleostier den Afterwülsten der Cyclostomen sehr ähnlich sehen.

Da nun aus den obigen Angaben die Deduction sich ergab, dass die Cyclostomen einstmals auch im Besitz paariger Brust- und Beckenflossen gewesen sein müssen, so liegt es sehr nahe, in diesen Afterwülsten die Überreste der Beckenflosse wieder zu erkennen.

Es giebt aber noch eine andere Betrachtung, welche eine solche Deutung unterstützt. Es ist bekannt, dass bei den Selachiern sich ein Theil der Beckenflosse zu männlichen Copulationsorganen ausbildet. Schon bei den Embryonen ist diese Differenzirung sehr wahrnehmbar. Dadurch ist der Antheil der Beckenflosse an dem Fortpflanzungsgeschäfte sehr bestimmt gekennzeichnet. Bei den Teleostiern findet nun zwar

keine Copulation statt, vielmehr lässt das Männchen einfach die Samenflüssigkeit auf die ausgestoßenen Eier hinfließen. Dies ist jedenfalls einfacher, — und nach den bisher geltenden Maximen würde man es also auch als das Ursprüngliche ansehen. Ich lasse dahingestellt, ob das richtig ist. Bei den Cyclostomen, den Petromyzonten, findet vielleicht eine Copulation statt, denn das Männchen besitzt einen deutlich ausstülpbaren, unpaaren Penis, der freilich nur eine Ausstülpung der Leibeshöhlenwandung zu sein scheint (Fig. 7b). Der Fischer, welcher das Petromyzonmaterial für meine Arbeiten besorgt, behauptet, gesehen zu haben, dass die Männchen sich an die Weibchen ansaugen, und dass bei dieser Gelegenheit eine Copulation statt habe. Ob das richtig ist, kann ich nicht behaupten: da es leicht gelingt, die Petromyzonteneier künstlich zu befruchten, so sollte man glauben, dass der Befruchtungsact auch in normaler Weise ohne Copulation vor sich gehe. Wie dem nun auch sei, sicher ist, dass die Geschlechtstheile durch die Afterwülste eine Art von Schutz gewinnen.

Fragt man sich aber, auf welche Weise der Penis der Petromyzonten ausgestülpt wird, so ergiebt die Untersuchung, dass mit dieser Function offenbar ein besonderer Muskel betraut wird, der, so weit ich sehen kann, bisher nur von einem Forscher näherer Aufmerksamkeit gewürdigt worden ist.

In seinen »Beiträgen z. vergl. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere« beschreibt Schneider auf p. 59 den von ihm sog. Afterflossenmuskel. Er sagt:

»*Die Afterflossenmuskel sind ziemlich dünn. Sie werden aus 3 bis 4 primären Kästchen gebildet, deren Ligamente längs verlaufen. Die Fasern stehen schief von oben nach unten und hinten. Durch secundäre Scheidewände werden secundäre Kästchen gebildet, welche von parietalen und centralen Faserbündeln erfüllt sind. Weder die parietalen noch die centralen Bündel besitzen ein Sarkolemma. Diese Muskeln kommen nur Petromyzon, nicht Ammocoetes zu. Ihrer Structur nach gleichen sie aber den Längsmuskeln von Ammocoetes.*«

Mit diesen Worten kann ich mich einverstanden erklären, nur glaube ich, dass mehr als 3—4 primäre Kästchen zur Bildung des gesammten Muskels verbraucht werden. Der histologischen Structur nach handelt es sich jedenfalls um Muskeln, welche als Producte der Urwirbel anzusehen sind, nicht etwa um einen Darmmuskel; denn glatte Muskelfasern des Darmes sind noch außerdem vorhanden, und umgeben ringförmig den Afterdarm. etwas vor seiner Ausmündung (Fig. 7—8).

Es ist nun interessant zu sehen, dass die Hauptrichtung der Fasern

dieses Muskels eine verticale ist, die aber durch seine Lagerung um die Cloake herum zu einer gekrümmten wird. In der Mittellinie stoßen die Ansatzpunkte zusammen: sie werden aber durch ein bindegewebiges, verticales Septum geschieden, am Bauch stehen sie bedeutend weiter aus einander, so dass ihre bilaterale Natur sehr deutlich wird.

Woher stammt nun dieser Muskel? Gegen die Annahme, dass er eine einfache Abtrennung der Körpermuskeln sei, spricht die verticale Richtung seiner Fasern, denn jene sind bekanntlich horizontal gerichtet. Zu den Urwirbeln, d. h. also zu den Körpermuskeln gehört er seiner Structur nach: vertical gerichtete Körpermuskeln sind aber die Flossenmuskeln, sowohl die der paarigen, als die der unpaaren Flossen. Da nun um die After- und Urogenitalspalte herum zwei Längswülste sich finden, welche, wie oben erwähnt ward, sehr an rudimentäre Beckenflossen erinnern, so glaube ich die Hypothese aufstellen zu dürfen, dass der sog. Afterflossenmuskel der Petromyzonten homolog mit der Musculatur der Beckenflosse der Fische sei.

Der Beweis für diese Hypothese könnte erst gegeben werden, wenn es gelänge, die Herkunft dieses Muskels im *Ammocoetes* festzustellen. Bisher habe ich aber keine Spur desselben bei Ammocoetes finden können, — auch Schneider giebt dasselbe an — einen *Ammocoetes* im Übergang zu *Petromyzon* habe ich aber noch nicht in meine Hände bekommen, — so muss also diese Frage einstweilen ungelöst und die Hypothese als Hypothese bestehen bleiben. Dass sie aber die Wahrscheinlichkeit für sich hat, geht hervor aus der Anlage der Kuppelzellen an den Urwirbeln, deren Vorhandensein für den einstmaligen Bestand auch der paarigen Flossen entscheidend ist.

Für die Feststellung der genealogischen Stellung der Cyclostomen ist es von Wichtigkeit, dass sich die Rudimente der Flossen nachweisen lassen, denn ihre vermeintliche Ursprünglichkeit gegenüber den eigentlichen Fischen wird nun auch von dieser Seite her in Abrede gestellt. Es sind noch nicht zehn Jahre verflossen, seit Prof. Haeckel die Behauptung aufstellte, »*dass in allen wichtigen und auszeichnenden Organisations-Eigenthümlichkeiten die Cyclostomen weiter von den Fischen entfernt seien als die Fische von den Säugethieren und vom Menschen*« (Anthropogenie, III. Auflage, 1877, p. 460). Meine gegen diese Auffassung gerichteten Einwürfe im »Ursprung der Wirbelthiere« hat Haeckel zu widerlegen versucht, indem er schreibt (Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. Jen. Zeitschr. f. Naturw. X. Supplement, p. 88):

»*Da mithin die neue anthropocentrische Degenerationstheorie von*

Michelis[1] *die Aussicht eröffnet, den mosaischen Schöpfungsmythus in einer überraschenden (wenn auch etwas gezwungenen!) Weise mit der Darwin'schen Descendenztheorie auszusöhnen und zu verkuppeln, so steht ihr vielleicht noch eine große Zukunft bevor; besonders wenn die wirklich vorhandenen Degenerations- und Rückbildungsphänomene übertrieben dargestellt, als allgemein gültige »Gesetze« aufgefasst und auch überall dort gesucht werden, wo sie gar nicht vorhanden sind. Hat doch kürzlich ein phantasiereicher jüngerer Zoologe alles Ernstes die Behauptung aufgestellt, dass die bekannte Descendenzreihe der Chordonier, Acranier, Cyclostomen und Fische umgekehrt aufgefasst werden müsse, und dass durch zunehmende Entartung und Rückbildung aus den Fischen die Cyclostomen, aus diesen der Amphioxus und aus letzterem die Tunicaten entstanden seien. Wenn wir diese stufenweise Degeneration mit consequenter Logik noch etwas weiter verfolgen, so werden wir uns leicht überzeugen, dass die Fische durch Rückbildung aus den Amphibien, wie diese aus den Säugethieren, entstanden sind. Innerhalb dieser letzteren Classe ist es dann auch leicht nachzuweisen, dass die Monotremen von den Beutelthieren, diese letzteren von den Affen und die Affen von den Menschen abstammen. Sie alle sind durch fortgehende Entartung und Rückbildung aus heruntergekommenen Menschen entstanden: Stück für Stück haben sie ihre menschlichen Attribute eingebüßt: erst die Sprache, dann den Gehirnbalken, später die Milchdrüsen und die Haare. Bis zu den Fischen heruntergekommen haben sie als Cyclostomen auch noch die Arme und Beine, so wie die Kiemenbogen und Kiefer aufgegeben; ja der unselige Amphioxus, der die schwersten Verschuldungen auf sich lud, hat schließlich sogar den Kopf verloren!«*

Es wäre nichts leichter, als diese Spötterei nach dem Sprichwort vom Klotz und Keil zu beantworten, wäre nicht die Frage, um die es sich hier handelt, eine zu schwerwiegende, die nichts mehr und nichts weniger als einen Wendepunkt in der Morphologie bedeutet. Ja, ich würde gar nicht auf diese für mich abgethanen Dinge zurückgekommen sein, wenn nicht Prof. Haeckel noch in seiner letzten Publication (Ursprung u. Entwicklung der thierischen Gewebe. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XVIII, p. 270) dieselbe Anschauung beibehielte. Es heißt dort:

»*Amphioxus, als der einzige lebende Vertreter der Acranier, steht unter allen uns bekannten Wirbelthieren der Stammform derselben am*

[1] Haeckelogonie. Ein akademischer Protest gegen Haeckel's Anthropogenie. Bonn 1875.

nächsten; so falsch es einerseits sein würde, ihn selbst mit dieser Stammform zu identificiren, so unrichtig ist es andererseits, seine hohe Bedeutung als des einzigen Vertreters jener ausgestorbenen Stammgruppe zu unterschätzen. Zwar ist von verschiedenen Seiten der Versuch gemacht worden, diese außerordentliche Bedeutung zu leugnen; bald sollte der Amphioxus gar kein Wirbelthier sein, bald ein degenerirter Abkömmling der Fische. Die sorgfältigen »Studien über Entwicklung des Amphioxus« von Hatschek, welche die epochemachende Entdeckung von Kowalevsky bestätigen und ergänzen, haben jene Versuche widerlegt [?], *und die maßgebende Stellung des Amphioxus an der Wurzel des Vertebratenstammbaumes fest begründet* [?]. *Vor Allem ist nunmehr festgestellt* [?], *dass die Keimesgeschichte des Amphioxus in allem Wesentlichen einen palingenetischen Charakter trägt und nur in untergeordneten Beziehungen cenogenetisch modificirt ist. In Bezug auf die Gastrulation, die Bildung der Chorda, der beiden Cölomtaschen so wie die weitere Verwendung der vier secundären Keimblätter, ist die Ontogenie des Amphioxus das typische Paradigma für die übrigen Wirbelthiere, bei welchen durch cenogenetische Complicationen, insbesondere durch Ausbildung des Nahrungsdotters und verschiedener Eihüllen, der ursprüngliche palingenetische Keimungsprocess mehr oder weniger »gefälscht« oder besser »gestört« erscheint.«*

Hierzu folgt noch die Anmerkung:

»Dass Amphioxus und die parasitischen Cyclostomen in Folge ihrer eigenthümlichen Lebensweise vielfach degenerirt sind, habe ich schon früher betont; um so wichtiger ist es, dass trotzdem der palingenetische Charakter ihrer Keimung im Wesentlichen erhalten bleibt. Die Ansicht, dass Amphioxus (— als »verlorner Sohn der Wirbelthiere« —) durch Degeneration aus Fischen entstanden sei, findet in seiner palingenetischen Keimesgeschichte keine Spur von Begründung.«

In diesem ganzen Raisonnement wird schwerlich irgend Jemand eine Spur von Beweisen für die These, dass die Entwicklung des *Amphioxus* palingenetisch verliefe, zu finden im Stande sein. Es ist ein einfacher Zirkelschluss, und kann der Natur der Sache nach kein anderer sein. Er beruht auf der Annahme, dass *Amphioxus* jenen primitiven Vertebraten am nächsten stehe, die vorausgesetzt werden; weil aber die Ontogenie desselben (scheinbar!) keine Spur von rudimentären Organen aufweist, dagegen aber eine Gastrula in optima forma, die sich sogar zu einer Wimperlarve entwickelt, — so wird geschlossen: dies müsse der uranfängliche Entwicklungsmodus auch aller übrigen Vertebraten gewesen sein: ergo ist die Amphioxusentwicklung palingenetisch.

Der fundamentale Fehler in diesem wie in vielen anderen phylogenetischen Rechenexempeln liegt in dem Glauben an die bequeme Anwendbarkeit des biogenetischen Grundgesetzes. Im Princip richtig, ist dieses sog. »Gesetz« doch nur in demselben Sinne zu gebrauchen, wie die olim delphischen Orakelsprüche. Die erste Anwendung desselben, ja die eigentliche Geburt, war schon mit denselben Schwierigkeiten und Gebrechlichkeiten behaftet, wie alle späteren Versuche, mittels Appelles an das biogenetische Grundgesetz phylogenetische Streitfragen entscheiden zu wollen. Sein Begründer und erster Anwender, Fritz Müller, hat mittels der in ihm enthaltenen Doctrinen auf einen Nauplius als Stammvater aller Crustaceen, ja Arthropoden schließen wollen. Ob Fritz Müller selbst noch an die Existenz dieses Stammvaters glaubt, weiß ich nicht, — aber bei vielen anderen Zoologen ist wohl die Ansicht überwiegend, dass der Nauplius nur eine specifische Larvenform ist, die von dem relativen, — phyllopodenartigen (?) — Stammvater aller heutigen Crustaceenordnungen allen Nachkommen hinterlassen worden ist. Auf welchem Wege aber dieser phyllopodenartige Stammvater zur *Nauplius*-Larve gekommen, das ist eben die Frage, und ich meinerseits verweise auf meine Erörterung derselben in der Pantopoden-Monographie der »Fauna und Flora des Golfes von Neapel«, III., p. 84—116, wo ich mich dafür entschieden, den Nauplius als eine crustaceenartig umgeformte Wurmlarve zu betrachten.

Eines der Hauptgebrechen der bisherigen Phylogenie liegt meines Erachtens eben in dem Umstande, dass sie sich vor allen Dingen auf die Anfangsstadien der Organisation hat einlassen wollen. Das ist zwar eine sehr begreifliche Tendenz, aber nach den ersten, ziemlich missglückten Versuchen hätte man davon abstehen sollen, die geschichtlichen Ereignisse der Urzeiten für leichter erkennbar halten zu wollen, als die uns näher liegenden Phasen der Genealogie. Die Gastraeatheorie, von der wir in der oben citirten Schrift Haeckel's wieder einen neuen, mit einigen wenigen Veränderungen nicht wesentlich schmackhafter gemachten Aufguss erhalten, krankt an demselben Gebrechen, und selbst wenn sie wahr wäre, bliebe doch die Hauptsache immer die, den wirklichen Weg der genealogischen Entwicklung von der Gastraea in die einzelnen Phylen nachzuweisen und die Frage zu entscheiden, wie weit die einzelnen Phylen in derselben genealogischen Linie sich entwickelt haben, ob und wo sie aus einander hervorgegangen, welche Umformungen ihre Componenten erlitten, etc. Ohne diese Arbeit bleibt die Gastraeatheorie unfruchtbar und erinnert an die bekannten

chinesischen Schachteln, die man voll Begier in die Hand nimmt, um zu sehen was drin ist. Man öffnet sie, und findet eine zweite nahezu eben so große Schachtel! Auch diese wird geöffnet: eine dritte Schachtel kommt zum Vorschein! Danach eine vierte, fünfte, zehnte und zwanzigste — schließlich werden sie immer kleiner, und in der letzten und kleinsten — findet sich nichts! Die Gastraeatheorie aber als Umsturz der Typentheorie zu verkünden, heißt einen Wechsel auf die Zukunft ausstellen: erst wenn zwingend nachgewiesen sein wird, dass der eine Typus aus Angehörigen eines anderen hervorgegangen ist, alsdann wird man die etwa noch vorhandenen Anhänger der Typentheorie bekehrt haben; wahrscheinlich aber wird es dann keine mehr geben, weil die Anhänger der Typentheorie von selbst aussterben. Der Nachweis aber, dass die Angehörigen des einen bisherigen Typus wirklich aus denen des anderen hervorgegangen sind, kann nicht eher als beigebracht angesehen werden, als bis die einzelnen an ihnen bestehenden Organe in ihrem directen verwandtschaftlichen Verhältnisse zu denen des anderen erkannt sind. Ehe das nicht geschehen ist, bleibt es ein Glaubensartikel, und alles Streiten darüber um so fruchtloser, je dogmatischer der Boden ist, auf dem gekämpft wird.

Nach Haeckel's Darstellung ist der *Amphioxus* das einzige Wirbelthier, welches noch eine wirkliche Gastrulalarve besitzt. (Gastraeatheorie etc. Jen. Zeitschr. VIII. p. 18). Da dies nun in der That die allerschlagendste Thatsache für die richtige Beurtheilung der Entwicklungsweise des *Amphioxus* als palingenetisch wäre, so wird es der Mühe lohnen zu untersuchen, ob die sog. Gastrula des *Amphioxus* wirklich den zweifellosen Anspruch erheben darf, ohne Weiteres als Recapitulation der supponirten Gastraea-Urform zu gelten.

In der VIII. Studie glaube ich den Nachweis geführt zu haben, dass die sog. Hypobranchialrinne des *Amphioxus* homolog mit der Thyreoidea der Cyclostomen ist, speciell mit der Form dieses Organs, das ich von *Ammocoetes* beschrieb und abbildete. Diese Meinung ist, wie ich schon a. a. O. hervorhob, zuerst aufgestellt durch Wilh. Müller, von A. Schneider unterstützt, von Gegenbaur gebilligt und von Balfour nicht abgelehnt. Ich verwies aber darauf, dass es mir unmöglich scheine, die Hypobranchialrinne des *Amphioxus* resp. den Endostyl der Tunicaten als Prototyp der Thyreoidea anzusehen, dass ich vielmehr die Thyreoidea als Vorstadium der Hypobranchialrinne in Anspruch nehmen müsse. Dazu zwingt u. A. das Vorhandensein der Pseudobranchialrinne bei den Cyclostomen und die von mir als homolog erachtete Schlundwimperrinne der Tunicaten.

Es war nun zwar meine Absicht von weiteren Übereinstimmungen in der Structur der Cyclostomen und der Ascidien erst an anderer Stelle zu sprechen, aber jetzt erscheint es mir wünschenswerth, schon hier darauf einzugehen.

Die Pseudobranchialrinne der Cyclostomen ist nicht die einzige Wimperrinne dieser Thiere. Schon A. Schneider hat darauf aufmerksam gemacht, dass jede Kiemenscheidewand des *Ammocoetes* einen nach innen gerichteten Wimperbogen zeigt, welche nach dem Rücken zu in eine jederseits der sog. Dorsalkante (Schneider l. c. p. 83) verlaufenden Wimperstrang mündet.

Ich kann diese Angabe vollauf bestätigen, so weit es die seitlichen Wimperstreifen, die auf den einzelnen Diaphragmen der Kiemensäcke verlaufen, angeht, muss aber betonen, dass die dorsale mittlere Falte, welche in den Kiemendarm der ganzen Länge nach hineinragt, eine Wimperschnur trägt, welche nur da bilateral sich zeigt, wo die Kiemendiaphragmen sich an dieselbe anschließen, resp. von ihr ausgehen. Diese mittlere Falte wird schon von Rathke in seiner »Anatomie des Querders« beschrieben. Es heißt dort (Beiträge z. Gesch. d. Thierwelt. 4. Abth. p. 84):

»*Zwischen den Kiemen befindet sich dicht unter der Wirbelsäule ein durch die ganze Länge der Brusthöhle und parallel mit der Mittellinie des Körpers verlaufender schmaler und mäßig dicker Lappen, der an seinem unteren Rande mehrmals ausgeschweift und an seinen beiden Seiten mit dem obersten Theile aller Kiemen verwachsen ist* (*l. c. Fig. 7*[17], *Fig. 8*[6], *Fig. 12*). *Er besteht aus einer zellgewebigen Masse, die unten und an den Seiten von der zarten beinah mucösen Haut, welche die Brusthöhle auskleidet und sich über die Kiemen hinwegzieht, umhüllt wird. Inwendig scheint er eine nach seiner Länge verlaufende und abwechselnd enger und wieder weiter werdende Höhle zu besitzen. Die Bedeutung, die er haben mag, ist mir unbekannt geblieben. Vielleicht aber ist er ein Blutbehälter.*«

Dieser »dorsale Lappen« Rathke's, »Dorsalleiste« Schneider's, ist offenbar identisch mit der gleichfalls als Dorsalleiste bezeichneten Bildung der Ascidien, welche sich gegenüber der Hypobranchialrinne durch die ganze Länge des Kiemenkorbes der Ascidien hindurchzieht, und bei vielen Arten derselben in einzelne, in das Lumen des Kiemenkorbes hinabhängende zungenförmige Fortsätze ausgezogen ist, und ihrer ganzen Länge nach flimmert. Mit dieser Flimmerung wären dann also der resp. die dorsalen Flimmerstreifen des *Ammocoetes* zu vergleichen, welche zuerst Schneider entdeckt hat. Er beschreibt diese Bildung folgendermaßen (l. c. p. 84):

»*Auf der Bauchseite beginnt am Eingange des Magens in der Mittellinie eine wimpernde Rinne* (*A*), *welche bis zum Eingang der Thyreoidea zieht, dann sich theilt und rechts und links von der mittleren Kante bis vor die erste Kiemenspalte verläuft* (*B*). *Parallel dem Vorderrande derselben steigen beide Rinnen bis zur Rückenlinie, dort werden dieselben flach und ziehen nun als Wimperschnur* (*C*) *an den beiden Seiten der oben beschriebenen dorsalen Kante, in geringer Entfernung von deren freiem Rande, bis zum Eingang des Magens der Kiemenhöhle. An jedem Kiemenbogen zweigt sich von den oberen Wimperschnüren je eine Wimperschnur* (*D*) *ab, welche auf dem vorderen Saum jedes Kiemenbogens nach unten zieht, ohne dass, wie ich ausdrücklich bemerke, eine Verbindung dieser queren Wimperschnüre mit den ventralen Wimperrinnen stattfindet.*«

Die Buchstaben *A—D* habe ich in dies Citat gesetzt, um die einzelnen Componenten dieses ganzen Wimperapparates bequemer bezeichnen zu können. Es erscheint mir nun nicht schwierig, dieselben bei den Ascidien wieder nachzuweisen. Mit *A* möchte ich die Wimperstreifen homologisiren, welche sich jederseits parallel der Hypobranchialrinne durch den ganzen Verlauf des Kiemenkorbes der Tunicaten nachweisen lassen, und auf der Tafel 8 der VIII. Studie z. Urgesch. d. Wirbelthierkörpers auf dem Querschnitte abgebildet, aber nicht näher bezeichnet oder beschrieben sind. Sie sind auf Fig. 24 linker Hand dargestellt, auf Fig. 25 bilden sie eine hufeisenförmige convexe Falte, auf Fig. 26 sind sie beiderseits abgebildet, eben so auf Fig. 27 und 28; auf Fig. 29 wiederum nur linker Hand. Die mit *B* bezeichneten Wimperrinnen bilden die Pseudobranchialrinne, sind also die Schlundwimperrinnen der Tunicaten. Die Wimperschnur *C* der Dorsalkante findet sich an der Dorsalleiste der Ascidien wieder und die einzelnen Wimperbogen *D* der Kiemenbogen sind offenbar identisch mit den von Seeliger genauer beschriebenen Flimmerbogen des Kiemendarmes. Über diese Bildungen bemerkt Dr. Seeliger (Zur Entwickl. d. Ascidien, Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. Wien LXXXV, Heft 1, p. 397).

»*Wir müssen nun untersuchen, wie jene regelmäßige Lagerung der Kiemenspalten entsteht, die dem Kiemendarme ein an Segmentirung erinnerndes Aussehen verleiht. Es geschieht dies durch regelmäßige Faltungen des Kiemendarmes. Wenn nämlich eine größere Zahl regellos zerstreuter runder Kiemenspalten gebildet ist, beginnt dorsal an einer, bald auch an mehreren Stellen die Kiemendarmwand sich gegen innen zu falten.*

»*Diese mit ihren convexen Flächen gegen innen zugekehrten Erhe-*

bungen schreiten vom Rücken aus nach beiden Seiten hin gegen die Bauchseite vor, so dass der Kiemendarm bald von mehreren parallelen Rinnen durchzogen ist, welche sich ähnlich ausnehmen wie die Reifen an einem Fasse. So wird der Kiemendarm in auf einander folgende parallele Zonen zerlegt, in welchen die Kiemenspalten regellos zerstreut zu erkennen sind.« »*—Die reifenförmigen Falten erleiden aber auch noch eine Weiterentwicklung: sie erstrecken sich immer tiefer in die Kiemendarmhöhle hinein. Dieses Wachsthum wird herbeigeführt durch eine rege Zelltheilung, und so werden denn die ziemlich kubischen Darmzellen allmählich in flache verwandelt; nur an dem äußersten Ende bleiben sie würfelförmig, werden sogar etwas cylindrisch und gewinnen Bewimperung. Diese äußersten Theile heben sich besonders deutlich ab, und wir werden sie als Flimmerbogen des Kiemendarmes bezeichnen*[1].«

Es leuchtet ein, wie wichtig die Homologiebestimmungen all dieser Flimmerapparate sind. Denn daraus folgt ohne Weiteres, dass der Kiemendarm der Ascidien in toto mit dem Kiemendarm des *Ammocoetes* zu parallelisiren ist, und dass es sich nicht bloß, wie SEELIGER u. A. meinen, um »ein an Segmentirung erinnerndes Aussehen« des Ascidien-Kiemendarmes handelt, sondern um die letzten, aber entscheidenden Beweise der wirklichen Segmentirung, wie sie bei den Wirbelthieren besteht. Und da nachgerade wohl kein Zweifel mehr bestehen kann, dass die Petromyzonten degenerirte Fische[2] sind, so

---

[1] Bei Gelegenheit dieses Citates möchte ich auch gleich citiren, was Dr. SEELIGER l. c. p. 398 über die Bildung der Pseudobranchialrinne von *Clavelina* zu sagen hat. Obwohl der citirte Aufsatz schon aus dem Jahre 1882 stammt, ist er mir doch bisher entgangen: es ist aber interessant zu wissen, wie diese Bildung der Ascidien entsteht.

»*Auch außerhalb des Bereiches des Peritonealraumes entsteht eine mit den eben erwähnten Furchen parallel verlaufende rinnenförmige Einstülpung am Kiemendarme, die aber niemals so tief in die Darmhöhle sich hineinerstreckt, sondern immer mehr flach bleibt, die sog. Flimmerrinne. Sie beginnt unmittelbar vor dem Endostyl und steht in Verbindung mit den beiden äußeren Einstülpungen — Bauchfurchen —, durch welche der Endostyl sich zuerst als bemerkenswerther Theil des Kiemendarmes abhob. Eine tiefere Bedeutung bei der Beurtheilung von Verwandtschaftsbeziehungen der Ascidien möchte ich diesem Gebilde nicht beilegen.*« Wie die VIII. Studie gelehrt hat, ist diese tiefere Bedeutung dennoch vorhanden — freilich nicht von dem Standpunkte aus, den Dr. SEELIGER einnimmt, wie wir weiter unten erfahren werden.

[2] In der oben citirten »Anmerkung« sagt Herr Prof. HAECKEL, er habe schon früher betont, dass *Amphioxus* und die parasitischen Cyclostomen in Folge ihrer eigenthümlichen Lebensweise vielfach degenerirt seien; trotzdem sei aber der palingenetische Charakter ihrer Keimung (?) im Wesentlichen erhalten geblieben. Die Frage ist indess, was Herr Prof. HAECKEL unter dem »Wesentlichen« versteht. Nach Prof. HAECKEL (Anthropogenie p. 558 ff.) »*sind die Cyclostomen weiter von*

folgt auch von dieser Seite her, die »von dem phantasiereichen jüngeren Zoologen alles Ernstes aufgestellte Behauptung, dass die bekannte Descendenzreihe der Chordonier, Acranier, Cyclostomen und Fische umgekehrt aufgefasst werden müsse«, sei in der That richtig, und die von vielleicht glücklicher veranlagten älteren Zoologen vertretene »bekannte« Reihenfolge müsse ins Gebiet der Einbildungen verwiesen werden.

Ich behaupte an dieser Stelle nicht, dass ich diese Homologien mit dem Hinweis auf ihre Wahrscheinlichkeit nun auch bewiesen hätte: bin ich mir doch nur zu sehr bewusst, welche Schwierigkeiten all diese Aufgaben bieten, und wie täglich neue Wendungen eintreten können, welche Modificationen solcher Auffassungen nach sich ziehen. Aber ihre Wahrscheinlichkeit ist recht beträchtlich, nachdem einmal durch die Homologisirung der Hypobranchialrinne mit der Thyreoidea und der Schlundwimperrinnen mit der Pseudobranchie ein fester Punkt gewonnen zu sein

---

den Fischen entfernt, als die Fische vom Menschen. Sie müssen daher als die letzten Überbleibsel einer sehr alten und sehr tief stehenden Wirbelthierclasse betrachtet werden, welche noch lange nicht die Organisationshöhe eines wirklichen echten Fisches erreicht hatte. Um nur das Wichtigste hier kurz anzuführen, so fehlt den Cyclostomen noch jede Spur von Gliedmaßen. — Der wichtige Apparat der Kiemenbogen, des Zungenbeins etc., der sich von den Fischen bis zum Menschen vererbt, fehlt den Cyclostomen noch ganz. Sie haben allerdings ein knorpliges, oberflächlich gelegenes Kiemengerüst, aber von ganz anderer morphologischer Bedeutung.« Vorher ist schon bemerkt, dass Ober- und Unterkiefer den Cyclostomen ganz fehlen, dass die Nase unpaar sei etc. Ich habe nun nachzuweisen gesucht, dass Spuren der Gliedmaßen vorhanden sind und habe gleichfalls erwiesen, dass das sog. äußere Kiemengerüst mit den Kiemenbogen, Zungenbein etc. der übrigen Vertebraten identisch ist; dass das Saugmaul nachträglich aus einem kiefertragenden Beißmaul entwickelt worden ist, dass die Nase ursprünglich paarig gewesen sein muss. Früher hat Prof. Haeckel (Gener. Morphol. II p. CXX) mit anerkennenswerther Vorsicht gesagt: *»während alle übrigen Pachycardier ein sympathisches Nervensystem besitzen, ist dieses bei den Cyclostomen noch nicht entdeckt«*. In der »Anthropogenie« findet sich keine Angabe über dieses Verhältnis: es wird aber Prof. Haeckel und Andere interessiren zu hören, dass es mir gelungen ist, auch den letzten Rest des Sympathicus bei *Petromyzon* aufzufinden. Er findet sich nämlich in Gestalt zerstreuter Ganglienzellen inmitten einer mesoblastischen Gewebsmasse über den letzten Enden der Nierengänge und der Geschlechtsausführwege. Man sieht diese Ganglienzellen mit großer Deutlichkeit auf Längs- und Querschnitten, wenn man die Schnitte durch den After, die Rudimente der Beckenflossen und die umliegenden Partien führt. Bestimmtere Angaben hierüber behalte ich mir für eine andere Gelegenheit vor.

Alle diese Apparate (Extremitäten, Kiefer, Kiemenbogen, Sympathicus und noch viele andere) sind doch gewiss »wesentlich«: und wenn nun doch in der Keimung davon nichts wahrzunehmen, so bleibt es recht schwer zu verstehen, worin Prof. Haeckel den »palingenetischen« Charakter dieser Keimung entdeckt hat.

scheint. Festzustellen bleibt vor allen Dingen erst, wie sich die große Zahl der Wimperbogen, welche sich im Kiemenkorb der Ascidien findet, gegenüber der auf acht beschränkten der wirklichen Wirbelthierkiemen erklären lässt. Es existirt die weitverbreitete Vorstellung, als ob diese größere Zahl bei Ascidien und des *Amphioxus* auf die früher auch bei den Wirbelthieren angenommene größere Zahl von Kiemenspalten zurückbezogen werden könne, oder diese auf jene (cf. GEGENBAUR, Kopfskelett etc., p. 278. BALFOUR, Comp. Embryol. II. 623), aber auch hier ist die Vorfrage erst zu lösen, ob *Amphioxus* und die Tunicaten irgend welchen Anhalt für die Reconstruction der vor den Selachiern liegenden Wirbelthiere geben können. Mir wenigstens, der ich diese Auffassung leugne, kommt es viel wahrscheinlicher vor, dass der Kiemenkorb der Tunicaten und Leptocardier in einer ganz anderen Weise erklärt werden müsse, nämlich durch nachträgliche Vermehrung der Kiemensegmente. Indess streift diese Frage an Gebiete, die noch so völlig dunkel sind, nämlich an die schon in der VIII. Studie p. 70 berührte Frage: was ist ein Segment? dass ich es vorziehe, darüber an dieser Stelle zu schweigen und mich mit dem bloßen Hinweise zu begnügen, dass die größere Zahl der Kiemensegmente (ich spreche ausschließlich vom Kiemenkorb) der degenerirten Vertebraten einen Neuerwerb vorstellt und mit der wahrscheinlich bei den wahren Vorfahren der Fische einst bestanden habenden größeren Zahl der Kopf- und Rumpfkiemenspalten nichts zu thun hat.

Es begreift sich, dass ich, einmal auf der Bahn der wahrscheinlichen Homologisirungen der Tunicaten und Vertebraten angekommen, und mit einen Δός μοι που στῷ ausgerüstet, meine Stimme für die Auffassung abgebe, dass die Muskelreifen der Tunicaten sich auf die visceralen Muskeln, d. h. auf Homologa der Kopfhöhlen und Kiemenmusculatur der Fische zurückbeziehen lassen, nicht auf umgewandelte Urwirbel, und dass eben so die Nerven, welche sich an sie und an den Kiemenkorb begeben, mit dem Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus homologisiren lassen. Prof. TODARO machte mich darauf aufmerksam, bei einem Gespräch über diese Verhältnisse, ob nicht die zuerst von H. MÜLLER[1] und nachher von ihm selbst beobachteten und beschriebenen[2] Gehörbläschen in der That auf die Gehörblasen der Wirbelthiere zurückbezogen werden könnten, — woraus sich denn für die Homologisirung der Nerven bei den Salpen festere Anhaltspunkte ergeben würden.

[1] Zeitschr. f. w. Zool. IV. p. 330.

[2] Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Roma, 1875. p. 28.

Doch ich will mich nicht zu weit auf das Gebiet der, wenn auch sehr plausiblen Vermuthungen einlassen; habe es auch nur gethan, um etwas drastisch die veränderte Lage der Dinge zu bezeichnen, von der aus man jetzt mit dem vollen Rechte einer stabilirten Hypothese von Trigeminus, Facialis und Vagus der Ascidien und Salpen reden kann. Es ist das um so charakteristischer, als gerade im vorigen Jahre eine Arbeit erschienen ist, welche sich auf das eingehendste damit beschäftigt, das phylogenetische Problem der Tunicaten zu lösen: die bereits citirte Arbeit des Dr. O. Seeliger »Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien« (Jen. Zeitschr. XVIII), in der der Verfasser zu dem bemerkenswerthen Resultate gelangt, »dass die Ascidienlarve aus einem Kopf- und zwei darauf folgenden Rumpfsegmenten zusammengesetzt sei. Kopf und erstes Rumpfsegment seien zum Vorderleib der Larve verschmolzen, das zweite Rumpfsegment sei der Larvenschwanz« (l. c. p. 582).

Es wird freilich schwer sein, mit dem Verfasser dieser bemerkenswerthen These sich aus einander zu setzen, denn wir finden in ihm einen orthodoxen Gläubigen des biogenetischen Grundgesetzes, der Gastraeatheorie und verschiedener anderer heut geltender Bekenntnisse. Zugleich beginnt in seinen Deductionen ein Factor mitzuspielen, der wohl bestimmt sein mag, noch schlimme Verwirrung in der Phylogenie anzurichten, da er den Beelzebub der rigoristischen Selectionstheorie durch den obersten der Teufel der von Roux eingeführten, an sich äußerst scharfsinnigen und geistreichen Theorie der functionellen Anpassung auszutreiben sucht. Kaum beginnt die Phylogenie sich von der Herrschaft der Schlagwörter Anpassung, Differenzirung, Arbeitstheilung etc. einigermaßen zu befreien, so scheint sie den Strudeln der »inneren« Ursachen, der Correlation, Compensation etc. verfallen zu sollen, — in der That von der Scylla in die Charybdis zu gerathen[1]!

Ich werde auch bei dieser Gelegenheit wieder zu wörtlichen Citaten greifen, da wohl nicht jeder Leser die Seeliger'sche Arbeit kennt und Zusammenfassungen der Gefahr von unbewussten Missverständnissen ausgesetzt sind. Schließlich ist auch die Frage nach der phylogenetischen Stellung der Tunicaten eine so wichtige, so sehr zum Angelpunkt weit-

[1] Ich brauche schwerlich zu betonen, dass hieran die Werke des bedeutenden Breslauer Forschers keine Schuld haben: ist es doch das gewöhnliche Schicksal langjährig ausgereifter geistiger Arbeit, dass sie erst allmählich in ihrer richtigen Tragweite erkannt und gewürdigt wird.

tragendster Debatten geworden, dass es wohl entschuldbar ist, einige Druckseiten der größeren Deutlichkeit halber mit Wiederholungen zu füllen.

Auf p. 582 sagt der Verfasser:

»*Wenn es nunmehr als sicher* [?] *angesehen werden kann, dass alle Tunicaten, wie ich im vorhergehenden Abschnitte zu zeigen versucht habe, von einer freischwimmenden, Appendicularien ähnlichen Stammform abzuleiten sind, so wird sich jetzt die Frage nach dem Ursprunge derselben aufdrängen, um auf diesem Wege den phylogenetischen Zusammenhang der Mantelthiere mit anderen Thierstämmen zu erkennen. Es wird bei dieser Erörterung nur von den embryologischen Thatsachen ausgegangen werden können, denn nur in der Ontogenie der Tunicaten dürfen wir hoffen, jene Vorfahrenreihe, sei es nun mehr oder minder cenogenetisch, wiederzufinden.*«

Dieser letzte Satz lässt also, wie gesagt, Dr. Seeliger als strengen Anhänger des biogenetischen Grundgesetzes erkennen, der sich vorstellt, die Ontogenie offenbare, wenn auch »mehr oder minder cenogenetisch«, die genealogischen Geheimnisse der Thiere ohne Weiteres.

Dr. Seeliger sagt nun freilich selbst auf p. 584:

»*Man wird nun aber fragen, was denn zur Ansicht berechtige, dass der vordere Abschnitt der Ascidien aus einem Kopf- und Rumpfsegmente zusammengesetzt sei. Es kann nicht geleugnet werden, dass der Vorderleib der Ascidien in seiner ersten Anlage genau eben so ein einheitliches Stück repräsentirt wie der Hinterleib, den wir einem Segmente gleichsetzten. Wenn wir ihn aber trotzdem durch Verschmelzung zweier Theile entstanden auffassen, so geschieht dies deshalb, weil die ganze festgesetzte Ascidie und eben so der Salpenkörper in toto nur dem vorderen Abschnitte der Larven und Appendicularien zu homologisiren sind, während der hintere rückgebildet wurde. Wenn es nun richtig ist, dass alle Bilaterien eine Stammform besitzen, welche aus Kopf- und Rumpfsegment sich zusammensetzt, und dass diese beiden Abschnitte für die Existenz des Thieres unbedingt nothwendig sind: dann werden dieselben auch im Tunicatenkörper und auch in der frühesten embryonalen Anlage desselben vorhanden sein müssen. Denn wie im beschreibenden Theile ausführlich erörtert worden ist, bildet sich der vordere Abschnitt zur Tunicatenform durch ein einfaches Größenwachsthum, das mit mannigfachen Faltungen der beiden Blätter verbunden ist, niemals aber durch eine Art von Knospenentwicklung, die als Segmentirung irgend wie gedeutet werden könnte.*«

Und das war eben die Frage! Dr. Seeliger indess, der die Mehr-

oder Vielzahl der früher bestanden habenden Segmente der Tunicaten leugnet, weil man keine Segmentbildung in der Entwicklung zu sehen bekommt, nimmt doch an, dass zwei Segmente, ein Kopf- und Rumpfsegment, vorhanden seien, obwohl auch diese nicht beobachtet werden können, und er nimmt sie an: »weil alle Bilaterien eine Stammform besitzen sollen, welche aus Kopf- und Rumpfsegment sich zusammensetze, und diese für die Existenz der Thiere unbedingt nöthig seien«. Hier liegt doch gewiss ein Widerspruch! Wenn die Anzeichen der Theilung zweier Segmente völlig verschwinden können, so können sicherlich auch die Anzeichen der Theilung von zwanzig, ja zweihundert Segmenten verschwinden. Und wesshalb alle Bilaterien aus zwei Segmenten bestehen müssen und wesshalb diese für die Existenz unbedingt nöthig seien, wäre sehr interessant zu erfahren! Wir gerathen da wieder in den dogmatischen Sumpf der Doctrinen über die Frage »was ist ein Segment? wie entstehen Segmente?« Statt in diese bedenklichen Petitiones principii zu verfallen, und von dem allergebrechlichsten Boden der Speculation über den Ursprung der Segmentation und ihre Nachweisbarkeit in der ontogenetischen Entwicklung auszugehen, um phylogenetische Fragen zu lösen, hätte man die letzteren von anderem Boden aus behandeln und aus ihrer Lösung vielmehr Argumente für jene gewinnen sollen!

Dr. Seeliger fährt fort:

»*Übrigens hat man mehr als einmal versucht, in dem Tunicatenkörper eine ganze Reihe von Segmenten nachzuweisen, wie dies denn auch eine nothwendige Consequenz der Dohrn'schen Degenerationstheorie ist, welche bekanntlich die Mantelthiere von gegliederten Vertebraten ableitet. Bei den Salpen und Dolioliden sind es die mesodermalen Muskelreifen, bei den Ascidien die Kiemenspaltenreihen des Entoderms, welche auf eine Segmentirung hindeuten. Schon dieser Unterschied wird, da der Salpenkörper dem Ascidienleib gleichzusetzen ist, genügen, um die Überzeugung zu erwecken, dass wir es nur mit pseudosegmentalen Bildungen zu thun haben.*

Das wäre freilich eine sehr schwache Basis für irgend welche »Überzeugung«. Ist der Salpenkörper dem Ascidienleib gleichzusetzen, so sind auch die einzelnen Organe gleichzusetzen, und wenn das Endostyl der Salpen und der Ascidien homologe Organe sind — woran wohl Niemand zweifelt — so werden auch die Muskelreifen der Salpen und die Musculatur der Ascidien homolog sein. Deutet also die eine auf Segmentirung hin, so wird es auch die andere thun, und wenn die Kiemenspalten der Ascidien auf Metameren zu beziehen sind, so werden auch

entsprechende Einrichtungen bei den Salpen sich finden, oder aber ihre Umformung nachzuweisen sein, und darin dann derselbe Nachweis der Segmentation erblickt werden dürfen, wie bei den Ascidien. Mit einem Raisonnement wie dem obigen ist diese Frage leider nicht abzuthun.

Ich habe schon darauf aufmerksam gemacht, wie außer Endostyl und Pseudobranchialrinne noch die übrigen Flimmerbogen der Ascidien auf Einrichtungen zurückzubeziehen sind, die wir von *Ammocoetes* kennen, und sehe in diesen Darlegungen den ersten ernstlichen Versuch, die Räthsel der Tunicatenorganisation definitiv, wenn auch nur Schritt vor Schritt, zu lösen. Mit so allgemeinen Darlegungen, wie sie Dr. Seeliger giebt, ist nicht viel zu machen, und die Auseinandersetzungen, die der Herr Verfasser im weiteren Verlauf seiner Darstellung über Segmentation folgen lässt, bleiben verlorene Liebesmühe: es sind eben nur die üblichen, in allen Handbüchern anzutreffenden Argumente, welche nicht aus der Verlegenheit herausführen. Und wenn Dr. Seeliger auf p. 585 fortfährt zu sagen:

»*Zwei vollkommen gleichwerthige Abschnitte des Vorderleibes im ganzen Tunicatenstamme sind der respiratorische und der verdauende Abschnitt des Darmtractus*« — so bleibt zweifelhaft, was der Verfasser gleichwerthig nennt, zumal er noch hinzufügt: »*ich würde kein Bedenken tragen, dieselben mit den beiden verschmolzenen Segmenten* [d. h. der Gastrula] *in Zusammenhang zu bringen, wenn nicht der verdauende Theil des Darmes ontogenetisch aus jenem ersten secundär hervorwüchse*«. In welchen Zusammenhang? und wie wächst der verdauende Theil des Darmes »secundär« und »ontogenetisch« aus dem respiratorischen hervor?

»*Bei der außerordentlich einfachen Organisation der ursprünglichen, Gastrula ähnlichen Stammform, auf welche Kopf- und Rumpfsegment in ihrem ersten Auftreten zurückzuführen sein werden, kann die Gliederung sich nur im Darm- und Nervenrohr bei gleichzeitigem Auftreten einer äußeren Einschnürung geäußert haben. Daher wird jene ursprüngliche Segmentation sich leicht verwischt haben können, so dass die beiden Theile im vorderen Körpertheile der Tunicaten sich jetzt nicht mehr mit Sicherheit unterscheiden lassen. Das hintere Rumpfsegment ist nur deshalb noch deutlich, weil es frühzeitig einen besonderen Entwicklungsgang eingeschlagen hat.*«

Man sollte fast glauben, Dr. Seeliger habe die »ursprüngliche Stammform« der Tunicaten persönlich vor sich gehabt, — mit solcher Sicherheit wird von ihr gesprochen! Freilich tritt gleich darauf wieder Unsicherheit ein, denn der Verfasser weiß nicht, ob in Wirklichkeit auch diese

ersten Scheidungen nur »Differenzirungen« oder »echte Segmente« gewesen seien. Im Allgemeinen neigt er schließlich dazu, sich dafür zu erklären, dass die Tunicaten »pseudosegmentale« Geschöpfe seien, und diese »Pseudosegmentation« wird als »unvollständige Theilung« definirt (p. 587), und darum auch mit der »Knospenbildung unsegmentirter Thiere Ähnlichkeit haben müssen«. Der ganze Absatz, in dem diese Auffassung auszudrücken gesucht wird, ist aber recht widerspruchsvoll und beweist wiederum, mit welchen Schwierigkeiten man zu kämpfen hat, will man definiren, was morphologisch ein Segment sei. Ich halte es darum für gerathen, die Sache nicht weiter zu verfolgen.

Im Schlusskapitel beschäftigt sich Dr. Seeliger nun damit, herauszubringen, in welchem genealogischen Verhältnisse die Tunicaten zu den anderen Thierclassen ständen. Dabei zeigt es sich nun, dass er sie weder für Mollusken oder Molluscoiden hält, noch dass er in ihnen mit Kowalevsky und Kupffer resp. Haeckel und Gegenbaur Vorfahren der Wirbelthiere erblicken will. Er kommt dann auf den Widerspruch K. E. v. Baer's zu sprechen, der darin gipfelte, dass Baer behauptete, *»nach dem gewöhnlichen Raisonnement ist das, was sich sehr früh in der Entwicklung zeigt, das Erbtheil von den frühesten Ahnen. Danach müssten die Ascidien von den Wirbelthieren abstammen und nicht umgekehrt«* (Baer, Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wirbelthiere? p. 7) und fügt hinzu: *»Dies scheint für Dohrn der Ausgangspunkt in seiner bekannten Abhandlung »Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels« gewesen zu sein, in welcher die Tunicaten und der Amphioxus als degenerirte Wirbelthiere betrachtet werden.«* Bei aufmerksamem Lesen meiner Schrift wird Dr. Seeliger finden, dass meine Auffassung über die Ascidien beträchtlich älter war, als die Bemerkung Baer's, und auf ganz anderen, sehr viel tiefer liegenden Ausgangspunkten beruhte, nämlich auf principiell verschiedener Auffassungsweise der phylogenetischen Probleme und der Art, ihre Lösung zu erarbeiten, zu der mich, wie ich schon oft betont habe, die Bearbeitung der »Krebsgeschichte« brachte. Und darum hat auch Dr. Seeliger nicht Recht, wenn er sagt: *»denn auf die Ähnlichkeit der Embryonalentwicklung gründet sich die von Dohrn vertretene Degenerationshypothese«*. Auf diese zuerst von Kowalevsky betonte Ähnlichkeit gründete sich die Auffassung, dass die Tunicaten mit *Amphioxus* in irgend welchen genealogischen Beziehungen stünden, aber die Degenerationshypothese gründet sich zum Theil auf sehr viel allgemeinere Anschauungen, die ich freilich nicht geneigt bin, an dieser Stelle weiter zu entwickeln.

Wohl aber will ich Herrn Dr. Seeliger sehr gern auf das Gebiet einer Discussion folgen, die er mit den Worten einleitet (p. 591):

»*Wenn es nach den vorhergegangenen Auseinandersetzungen schon ganz sicher wäre, dass die Tunicaten wirklich direct aus einer solchen Stammform* [nämlich die »*dreigliedrige, aus Kopf und zwei Rumpfsegmenten zusammengesetzte, die außerordentlich einfach organisirt noch nicht viel über die Gastraeaform hinausgekommen war*«] *abzuleiten sind, so wäre es eigentlich dadurch schon bewiesen, dass sie unmöglich von Amphioxus und den niedersten Wirbelthieren durch Rückbildung entstanden sein können. Es soll aber hier noch die Grundlage dieser Degenerationshypothese selbst geprüft werden, damit es sich erweise, dass die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen nicht so klar und deutlich für eine Vertebratenabstammung sprechen, wie man von gewisser Seite gern anzunehmen geneigt ist.*«

Diese »gewisse Seite« ist natürlich Niemand anders, als der Verfasser dieser Studien, dem freilich in den letzten zwei Jahren, seit Veröffentlichung eben dieser Studien, eine beträchtliche Anzahl anderer Zoologen beizustimmen beginnen. Indess, da sein eigener Standpunkt noch lange nicht in aller Vollständigkeit dem wissenschaftlichen Publikum vorgelegt worden, so nimmt er einstweilen sehr gern die ausschließliche Verantwortlichkeit für denselben auf sich, und erwartet mit Seelenruhe die nun folgende Kritik des Dr. Seeliger. Dieselbe beginnt auf p. 591, II.

Dr. Seeliger findet schon in dem Verlauf der Furchung und in der Lagerung der Furchungsderivate allerhand Unterschiede, und sagt: »*dies beweist zur Genüge, dass die ungleichmäßigen Furchungserscheinungen in beiden Fällen ganz verschiedenen Ursprungs sind*«. Ich bin etwas in Verlegenheit, wie ich diesen Satz verstehen soll. Welcher Ursprung wird gemeint? Materieller? Ursächlicher? Dann heißt es etwas später:

»*In beiden Fällen erfolgt der Verschluss des Gastrulamundes, der ursprünglich den ganzen Rücken einnimmt, von vorn nach hinten zu: die Bildung des Nervenrohres beginnt hinten und schreitet nach vorn vor: die dorsalen, unter dem Nervenrohre liegenden Entodermzellen lösen sich aus dem Verbande der den Darmtractus bildenden Elemente und entwickeln sich zu dem als Chorda bezeichneten Stützorgane. Zu beiden Seiten desselben entwickelt sich eine einzellige Schicht von Muskeln. Damit ist die Aufzählung der Übereinstimmungen erschöpft, und es wird nun zu prüfen sein, in wie weit dieselben zur Annahme einer inneren Verwandtschaft von Tunicaten und Vertebraten berechtigen.*«

Damit sind also nicht bloß ich, der die Degenerationshypothese aufgestellt hat, sondern Kowalevsky, Kupffer, Haeckel, Gegenbaur, Balfour und Alle, welche in den Tunicaten Blutsverwandte der Vertebraten sahen, abgewiesen. Und damit das noch klarer werde, setzt Dr. Seeliger hinzu:

»*Ich will nun gleich im Voraus bemerken, dass die Übereinstimmung sich nur auf sehr frühe Entwicklungsstadien bezieht, wenn die junge Amphioxuslarve noch nicht den typischen Vertebratenbau, der Ascidienembryo noch nicht den Typus eines Tunicaten zeigt.*«

Nun werden Abweichungen in der Bildung der Chorda, des Mesoblast, der histologischen Differenzirung der aus letzterem stammenden Muskelzellen angeführt, wobei sich denn zeigt, dass die alte Frage: was war eher, der Eichbaum oder die Eichel? in neuer Gestalt sich Dr. Seeliger präsentirt. Denn da weder die Chorda noch die Muskeln des *Amphioxus* und der Tunicaten im erwachsenen Zustande sich gleichen, so kann man annehmen, dass diese Unterschiede schon in ihre ersten ontogenetischen Entwicklungsstadien zurückgreifen, — oder man kann sagen: da die ersten Entwicklungsstadien Unterschiede aufweisen, können die fertigen Bildungen nicht auf einander bezogen werden. Die meisten Morphologen waren bisher der ersten Meinung, Dr. Seeliger ist der zweiten.

Da kommt nun aber p. 594 ein sehr merkwürdiger Satz zum Vorschein.

»*Homolog ist in beiden Fällen offenbar das Nervensystem, das in der That auch eine sehr bedeutende Ähnlichkeit der Entwicklungsweise zeigt. Hatschek hat außer dem Auge ein wenig hinter demselben, im fünften Metamer einen zweiten Pigmentfleck im Nervenrohr des embryonalen Amphioxus entdeckt, und es ist vielleicht möglich, dass diese beiden Gebilde dem Auge und Otolith des Ascidienembryo homolog sind. Von den gleich benannten Sinnesorganen der Vertebraten sind aber diese durchaus verschieden.*«

Diese letztere Versicherung wird man natürlich für das nehmen, was sie werth ist, — aber wie das Nervensystem der Tunicaten und des *Amphioxus*, sogar ihr Auge und Otolith homolog sein sollen, wenn eben erst gesagt ward, die Übereinstimmung — also doch die auf Homologien gerichtete — höre auf, noch ehe die *Amphioxus*-Larve den typischen Vertebratenbau, der Ascidienembryo den Typus eines Tunicaten besitze, bleibt eben so unerfindlich, wie dass sich eine solche Behauptung mit der folgenden reimen lässt:

»*Die Mesodermstreifen und die Chorda der Ascidien aber dürften*

mit dem Mesoblast und der Chorda des Amphioxus keinen gemeinsamen Ursprung haben und demnach auch nicht homolog sein.«

Wenn Homologie Blutsverwandtschaft bedeutet, so ergäbe sich die Folgerung, die Ascidien und der *Amphioxus* hätten zwar eine gemeinsame Vorfahrenlinie bis zur Zeit, wo sie das Centralnervensystem, Auge und Ohr entwickelten, besessen, diese gemeinsamen Vorfahren aber wären ohne Mesoblast und Chorda geblieben. Dann aber wäre zu fragen, wie sich diese merkwürdigen Geschöpfe damaliger Zeit bewegten? Muskeln besaßen sie nicht, — denn ohne Mesoblast konnten sie keine haben, — natürlich brauchten sie auch keine Chorda. Was sie aber mit dem Nervensystem, Auge und Ohr anfingen, wenn sie sich nicht bewegten, und durch welche Einflüsse sich ihr Ectoderm in so merkwürdiger Weise zu einem Nervenrohr umbildete, um daraus ein mehr oder weniger überflüssiges Organ hervorgehen zu lassen, das erfahren wir leider nicht.

Nachdem Dr. Seeliger dann noch die schon oben auf p. 403 erwähnte und widerlegte Argumentation gegen meine Hypothese über die Afterbildung und die Beziehungen des postanalen Darmes gerichtet hat, fährt er fort:

»*So kehren wir denn zu unserer dreigliedrigen Stammform zurück, bei welcher noch nicht Kopf und erstes Rumpfsegment zu dem einheitlichen Abschnitte verbunden waren, aus welchem sich der eigentliche Tunicatenleib ausbildet.*« Es werden ihm indess nun auch die drei Segmente zu viel, und er geht auf eine zweigliedrige Urform zurück, die schließlich als die den Tunicaten und *Amphioxus* gemeinsame anerkannt wird.

»*Demnach wäre also der Vorderleib der Tunicaten auf zwei Segmente zurückzuführen, aus welchen von der gemeinsamen Stammform aus nach einer anderen Richtung der phylogenetischen Entwicklung der Kopf — wofern dieser in der That nur einem Segmente entspricht*«, — [also doch noch Zweifel!] — *und das erste Ursegment des Amphioxus entstanden sind. Der Larvenschwanz ist dem zweiten Ursegment desselben zu vergleichen und die weiteren Leibesabschnitte des Amphioxus finden im Tunicatenstamme kein Homologon.*«

Es muss Dr. Seeliger überlassen bleiben, sich mit Prof. Haeckel darüber zu verständigen, worin nun eigentlich die Zusammenhänge zwischen Tunicaten, *Amphioxus* und Wirbelthieren zu suchen seien, und auf welchem Wege man dazu gelangen könne, sie zu entdecken. Denn wenn die auf p. 409 erwähnte Behauptung Haeckel's, dass *Amphioxus* das einzige, noch im Besitze einer wirklichen Gastrulalarve

befindliche Wirbelthier sei, zusammen mit der Versicherung, die Entwicklung des *Amphioxus* sei rein palingenetisch, uns hier hauptsächlich beschäftigen, so muss es doch sehr wichtig sein, irgend einen entscheidenden Charakter zu kennen, der uns darüber beruhigt, dass die Vorfahren des *Amphioxus* nicht auch plötzlich als drei- oder zweisegmentale Geschöpfe anfingen, ihren eigenen Weg zu gehen, und diese ganze jahrzehntelange Debatte über die Beziehungen der Wirbelthiere zu *Amphioxus* gleichfalls zu einem bloßen Schattenspiele herabgedrückt wird. Wir haben es ja schon einmal erlebt, dass *Amphioxus* die Wirbelthierverwandtschaft abgesprochen ward, als Prof. Semper auf Grund seiner Entdeckung der Segmentaltrichter bei Haifisch-Embryonen die Anneliden verwandtschaft in den Vordergrund zog, die Ascidien-*Amphioxus*-Vorfahrenschaft aber ablehnte, — und so könnte es ja sein, dass nach Kriterien, wie Dr. Seeliger sie zur Beurtheilung der Tunicaten anwendet, *Amphioxus* noch einmal seiner gesammten Vertebratenansprüche verlustig ginge: indess würde das natürlich die Frage nach seiner palingenetischen Entwicklungsweise durchaus jeden Interesses berauben, das eben gerade in dem Umstande ruht, in *Amphioxus* ein Wirbelthier vor sich zu sehen.

Man muss also wohl annehmen, dass Prof. Haeckel die Wege des Dr. Seeliger nicht für die richtigen hält, und dass er in der That den *Amphioxus* nach wie vor für ein Wirbelthier nimmt.

Dann aber bleibt die Frage bestehen, worin der palingenetische Charakter seiner Entwicklungsweise erblickt wird, und welche Kriterien Prof. Haeckel angewendet hat, um eine so wichtige Behauptung hinstellen zu können. Und diese Frage wird um so dringender und ihre Beantwortung um so wichtiger, als es sich wohl nicht bloß um den, wenn auch noch so interessanten Einzelfall des *Amphioxus*, als vielmehr um die gesammte Grundlage der phylogenetischen Forschungsmethoden handelt.

Denn es ist doch nicht damit so sehr viel gewonnen, dass man im Allgemeinen gewisse Maximen hinstellt, ihnen einen griechischen Terminus technicus giebt, und sie dann sich selbst überlässt. Was ist schließlich palingenetisch, was ist cänogenetisch? Wo haben wir uns die näheren Bestimmungen zu suchen, die uns zu einem einigermaßen zuverlässigen Urtheil hierüber führen? Sind diese beiden Kategorien nicht m allerhöchsten Maße relativ? Ist nicht jeder embryonale Charakter sowohl palingenetisch wie cänogenetisch, je nachdem man verschiedene Punkte ins Auge fasst, von welchen die zu stabilirende Phylogenese ausgehen soll? Von der wie viel Millionsten Generation an gerechnet erscheint ein Charakter palingenetisch resp. cänogenetisch? Darüber

müsste man doch irgend welches Einverständnis besitzen, ehe man sich in die Debatte einlässt. Ich könnte behaupten, die Entwicklung der unpaaren Flosse sei ein cänogenetisches Ereignis, wenn ich die Vorfahren der Fische ins Auge fasse, welche — meiner Hypothese zufolge — jederseits einzelne segmentale Anhänge besaßen, die den Parapodien der heutigen Anneliden ähnlich sahen, und aus deren Verschmelzung sowohl dorsal wie ventral die unpaare Flosse hervorging. Cänogenetisch wäre ihre Entwicklungsweise nämlich darin, dass sie zuerst als unpaarer Kiel entsteht, ehe noch irgend welche Musculatur in ihr auftritt. Der Kiel muss nothwendigerweise phylogenetisch später gebildet worden sein, als die Muskeln, denn die Muskeln waren — immer zufolge meiner Hypothese — da, als die segmental getrennten Anhänge bestanden, und der Kiel k o n n t e damals nicht bestehen, weil dorsal das Medullarrohr noch offen war resp. ventral der postanale Darmabschnitt noch fungirte. Wenn wir aber bei den h ö h e r e n Wirbelthieren in ihrer embryonalen Entwicklung irgend wo eine Spur der unpaaren Flosse wahrnähmen, so würden wir sie sicher als palingenetischen Charakter auffassen, als einen Rest ihrer Fischvorfahren, nicht als einen besonderen Erwerb irgend eines Reptiles oder Vogels.

Was ist also nun palin-, was cänogenetisch a n s i c h? Offenbar nichts, — Alles ist nur cäno- oder palingenetisch im Hinblick auf einen r e l a t i v e n genealogischen Anfangspunkt.

Wie können wir aber nun feststellen, was cäno-, was palingenetisch sei, wenn es sich um ein Geschöpf wie *Amphioxus* handelt? Wo ist sein Anfangspunkt? Auf was für Geschöpfe kann man den *Amphioxus* reduciren, wenn man ihn n i c h t als degenerirten Fisch behandelt? Wer hat davon die geringste Vorstellung? Auf Tunicaten? Da wäre dann eben zu betonen, dass die Verwandtschaft mit den Tunicaten nach Dr. Seeliger sich auf die zwei vordersten Segmente beschränken soll, — was allerdings eben so problematisch wie merkwürdig wäre, weil dabei der Schwanz nicht mit rechnet. Erinnern wir uns aber, was Gegenbaur über die morphologischen Beziehungen zwischen Tunicaten, *Amphioxus* und Vertebraten sagt (cf. VIII. Studie, p. 72), so wird ja auch der Schwanz mit eingerechnet, — nur die Metamerie fehlte und ließ nicht zu, *Amphioxus* mit den Tunicaten in eine Ordnung einzuschließen. Aber weder die Seeliger'sche noch die Gegenbaur'sche Auffassung scheint den geringsten Anhalt für eine Beurtheilung der Organisation und Structur der Vorfahren des *Amphioxus* zu bieten, — — wie sollen wir also beurtheilen, was in seiner ontogenetischen Entwicklung palin-, was cänogenetisch sei? Prof. Haeckel aber weiß sogar, dass die Ansicht, *Amphioxus* sei

durch Degeneration aus den Fischen hervorgegangen, in des *Amphioxus* palingenetischer Keimesgeschichte keine Spur von Begründung findet!

In der VIII. Studie habe ich den Nachweis zu liefern gesucht, dass die Hypobranchialrinne auf die Thyreoidea zurückbezogen werden muss, habe es wahrscheinlich gemacht, dass die Thyreoidea einer unpaar gewordenen Kieme gleichzusetzen ist, habe die Pseudobranchialrinne des *Ammocoetes* mit der Wimperrinne der Tunicaten und der Pseudobranchie der Fische homologisirt und dadurch den ersten positiven Anhalt für eine Reduction der Tunicaten und des *Amphioxus* auf Fischvorfahren gewonnen. Ich habe ferner in der vorliegenden Studie die Wimperschnüre der Ascidien auf ähnliche Structuren des *Petromyzon* zurückgeführt und dadurch noch weitere Anhaltspunkte für die Deutung des anscheinend so sehr verschiedenen Kiemenapparates der Tunicaten gewonnen. Ich habe schließlich die unpaare Flosse als Argument gebraucht, um die Ascidien, den *Amphioxus* und alle Fische von Vorfahren herzuleiten, welche nach Art der Anneliden dorsal und ventral paarige Anhänge besaßen, durch deren Umwandlung der Grund zu den paarigen wie unpaaren Flossen der Vertebraten gelegt ward.

Auf solchem Boden stehend darf ich wohl versuchen, auch über den palin- resp. cänogenetischen Charakter der *Amphioxus*-Entwicklung mich auszusprechen, — denn ich habe annähernd Vorstellungen davon, wie diese *Amphioxus*-Vorfahren aussehen mussten. Ich frage nun:

1) ist die Abwesenheit der paarigen Gliedmaßen cäno- oder palingenetisch?
2) ist die Abwesenheit jeder Spur einer Wirbelsäule, eines Cranium, cäno- oder palingenetisch?
3) ist das Fehlen der Augen, der Nase, der Gehörblasen, der Seitenlinie cäno- oder palingenetisch?
4) ist das Fehlen der Segmentaltrichter mit all ihren Complicationen cäno- oder palingenetisch?
5) ist die Abwesenheit einer Gehirndifferenzirung cäno- oder palingenetisch?

Nach meinem eben dargelegten Standpunkte müssen alle diese Mängel der Structur und Organisation des *Amphioxus* auf »Anpassungen an geringere Existenzsphäre« — so würde wohl der herkömmliche Ausdruck lauten — aufgefasst, das Nichtwiederholtwerden aller dieser Organe in ihrer Entwicklung aber als cänogenetisch bezeichnet werden.

Ich will aber noch weitere Fragen thun:

6) ist die Ausbildung der zahllosen Kiemenspalten cäno- oder palingenetisch?

7) ist die Hypobranchialrinne in ihrer jetzigen Gestalt cäno- oder palingenetisch?

8) sind die seitlichen Bauchfalten cäno- oder palingenetisch?

Von meinem Standpunkte aus sehe ich in der Bildung des Kiemenapparates eine Umbildung der ursprünglichen Fischkiemenbildung und nehme an, dass die Verwachsung der einander gegenüber liegenden Kiemenblättchen bei cyclostomenartigen Thieren den ersten Anstoß zur Bildung der Kiemenkörbe der Tunicaten und des *Amphioxus* gab: so weit also in der Entwicklung des letzteren einzelne Kiemenspalten angelegt werden, die mit dem Ectoderm verschmelzen und sich nach außen öffnen, so weit haben wir es mit annähernd palingenetischen, nämlich auf das Geschehen bei Fischvorfahren rückbezüglichen Vorgängen zu thun: so weit aber die massenhafte Vermehrung der Spalten und die Ausbildung des Skeletts in Frage tritt, so möchte sich die Wagschale wohl auf die cänogenetische Seite neigen.

Was die Hypobranchialrinne anlangt, so ergiebt sich ihr palingenetischer Charakter als überhaupt vorhandenes, ihr cänogenetischer als in dieser Structur bestehendes und angelegtes Organ.

Die seitlichen Falten will ich nur darum hier erwähnen, weil sie von verschiedenen Seiten mit der Gliedmaßenfalte der Selachier confundirt worden sind, mit der sie indess gar nichts gemein haben. Es ist viel wahrscheinlicher, in ihnen einen Peribranchialraum wie bei den Ascidien zu erblicken, der in letzter Instanz mit den äußeren Kiemeneinstülpungen zu thun hat; wenn das richtig ist, — was ich dahingestellt sein lasse — so sind diese Falten gleichfalls cänogenetisch in ihrer heutigen Gestalt, palingenetisch in ihrem Bestande als ursprüngliche äußere Kiemeneinstülpungen.

Was bleibt nun aber für Prof. Haeckel's zuversichtliche Behauptung übrig? Vor allen Dingen die Wimperlarve! Eine Larve, die rund herum wimpert und nur aus zwei Zellschichten besteht, die darf man wohl — so scheint es — ohne Weiteres als Gastraea bezeichnen. Dafür spricht auch die »einfache« Furchung! Hier sind die Ectodermballen, hier die Entodermballen, davon spalten sich ein Paar als Mesodermballen ab, — — den die Entwicklung fälschenden Nahrungsdotter besitzt *Amphioxus* nicht — — nachher die einfache weitere Differenzirung aller Organe, — das muss palingenetisch sein!

Es könnte nur dann palingenetisch sein, wenn die Fische auch der-

artige Bildungen hätten. Nun ist ja in der That Ectoderm, Entoderm und Mesoderm auch bei Fischen allmählich unterscheidbar, aber doch nicht zu so früher Zeit. Auch erscheint es nicht so scharf in Ballen begrenzt. Von einer Larve ist freilich keine Rede, und die weiteren ontogenetischen Processe sind viel complicirter. Wir müssen also entweder annehmen, dass die Entwicklung der Selachier, Teleostier, Ganoiden, Cyclostomen etc. bis zu der Zeit, wo die *Amphioxus*-Vorfahren noch Fischgestalt besaßen, wie bei *Amphioxus* mit wenigen großen Furchungsballen und einer Wimperlarve verlief, nachträglich aber diese Eigenthümlichkeiten verlor, die nur dem *Amphioxus* verblieb, während jene sämmtlich Nahrungsdotter gewannen, — oder aber: die Entwicklungsweise des *Amphioxus* vollzog sich früher auf dem Wege der heutigen Fischentwicklung (mit geringen Modificationen, die dann auch den damaligen Fischvorfahren zugesprochen werden müssen) und seine heutige Entwicklung, vor Allem auch seine Larve, sind cänogenetisch.

Blicken wir nun auf die Entwicklung der Selachier, Teleostier, Ganoiden und Cyclostomen, so wird uns eine Erscheinung deutlich: dass nämlich die ersteren am vollendetsten aus dem Ei schlüpfen, Teleostier und Ganoiden noch beträchtlichen Nahrungsdotter besitzen, wenn sie herumzuschwimmen anfangen, und in all ihren Organen unfertiger sind, die Cyclostomen aber geradezu als Dotterkugel mit einem kleinen Anfang zur Embryonalentwicklung das Chorion sprengen und schon anfangen zu fressen, ehe sie noch einen fertigen Darm besitzen, dessen hintere Wandung noch gänzlich von primitiven, dottererfüllten Embryonalzellen gebildet wird.

Wiederum ließe sich dieser Unterschied so verstehen, dass die Cyclostomen als ursprünglichste noch nicht zur Ausbildung eines Nahrungsdottersackes gekommen: und da ließe sich denkbar machen, dass sie eben erst ihre larvalen Stadien verloren haben. Indess eine umgekehrte Erwägung lässt begreiflich erscheinen, dass je früher ein Embryo zum selbständigen Ernähren gelangt, um so geringer das Quantum des Nahrungsdotters zu sein braucht, das er noch mitzubekommen hat. Und wenn es ihm gelingt, eine gesicherte Existenzweise zu gewinnen, so mag er mit Erfolg den scheinbaren Nachtheil verwinden, von der Mutter mit geringeren Vorräthen ausgestattet zu werden. Doch gelingt es uns wohl nicht, hier abzuwägen, was vortheilhaft, was nachtheilig ist: wir müssen uns darauf beschränken, die Möglichkeiten einzusehen. Lassen wir nun aber zu, dass die Laufbahn, auf der die Petromyzonembryonen sich befinden, noch weiter geht, nun so können wir auch zum Platzen des Chorions und Freiwerden des Embryo gelangen, ehe noch irgend

ein Organ angelegt ist, der Embryo vielmehr nur aus einer doppelten Zellschicht besteht. Diese, ins freie Meer gebracht, vermag dann wohl, wie es oft geschieht, Wimperbewegung erst zu erwerben und als interpolirtes Wimperlarvenstadium den Schein der Ursprünglichkeit anzunehmen.

Ich sage den Schein der Ursprünglichkeit. Denn welche Wahrscheinlichkeit hat es für uns, zu behaupten, Wimperlarven seien ursprünglicher als andere? Wenn wir uns über die Ursprünglichkeit der Tunicaten, des *Amphioxus*, der Cyclostomen so gründlich täuschen konnten, — wo haben wir denn eine Sicherheit, ursprüngliche Geschöpfe, ursprüngliche Entwicklungsmodi zu besitzen? Dass es einmal kleine, aus 2—3 Segmenten bestehende primitive Geschöpfe gegeben haben mag, kann Jeder glauben, wie er Lust hat, — aber dass die heutigen Larven, sei es nun ein Nauplius, eine Trochosphaera, ein Pluteus, Tornaria oder *Amphioxus*-Gastrula just eine solche primitive Larve recapituliren, das ist eine Annahme, die durchaus in der Luft schwebt. Erst möge man die phylogenetischen Linien der complicirtesten Geschöpfe so weit rückwärts verfolgen als es geht: je complicirter der Organismus, um so zahlreicher sind die Angriffspunkte, mittels deren die Functionswechsel zu verfolgen sind, also die Organe auf einfachere, gleichmäßigere Structuren reducirbar werden. Erst wenn auf diesem Wege eine phylogenetische Linie factisch ermittelt sein wird, kann sie dazu benutzt werden, Beurtheilungsmomente für die mehr oder weniger cäno- oder palingenetischen Elemente ihrer embryonalen Entwicklungsmodi zu gewinnen: und erst aus vielen derartigen Fällen werden wir im Stande sein, Kategorien und Analogien zu bilden, nach denen wir in den Stand gesetzt würden, nun auch solche ontogenetische Entwicklungen zu beurtheilen, die uns keine Anhaltspunkte in ihrer organogenetischen Ableitung geben. Solche Gruppen sind vor Allem die Wirbelthiere, die Insecten, die Krebse, vielleicht die Echinodermen und die Cephalopoden, — möge man im Interesse der methodischen Phylogenie an diesen zunächst die Maximen zu gewinnen trachten, ohne welche alles phylogenetische Arbeiten leeres Spielen mit Vermuthungen bleibt, und möge man vor allen Dingen aufgeben, aus der Stellung des Blastoporus, der ersten Nervendifferenzirungen, der Gruppirung der Furchungsballen, der Segmentgrenzen etc. die Grenzlinien feststellen zu wollen, welche die einzelnen Thiergruppen genealogisch trennen. Auch die Sprachwissenschaft, in der Phylogenie ungleich bewanderter als die Zoologie, gelangt nicht anders als auf dem hier angedeuteten Wege zu ihren Sprachgenealogien, — und nichts kann lehrreicher sein als der Irrthum Jacob Grimm's, der in den Märchen

einen indogermanischen Urschatz sah, welcher allen Gliedern dieser Sprachfamilie palingenetisch zukäme, während die spätere Forschung bewies, dass sie aus den arabischen Märchen durch Einwanderung in die modernen Sprachen gelangt seien.

Ich finde mich in der Betonung der Nothwendigkeit, die Phylogenie auf die Erforschung der genealogischen Geschichte aller einzelnen Organe einer Thiergruppe zu gründen, auch zu meiner Freude in Übereinstimmung mit dem Verfasser der neuesten »Theorie der Abstammungslehre«, Naegeli, welcher p. 461 seines Buches sagt:

»*Ich hebe noch einmal ausdrücklich hervor, dass nach meiner Ansicht die Bedeutung einer jeden vererbten, physiologischen oder morphologischen Erscheinung im Bauplane des ganzen Pflanzenreiches nur auf dem phylogenetischen Wege erforscht werden kann, und ich wiederhole dies, um bei der Besprechung der anderen Aufgabe, nämlich der systematischen Bedeutung der einzelnen Pflanzensippen, nicht missverstanden zu werden. So leicht verhältnismäßig der phylogenetische Nachweis bezüglich der einzelnen Theilerscheinungen einer Ontogenie gelingt, so schwer oder unausführbar ist meistens der phylogenetische Nachweis für die ganze Ontogenie, und also auch für die Sippe. Man schlägt gewöhnlich das umgekehrte Verfahren von demjenigen ein, das man nach meiner Ansicht anwenden sollte. Man beschäftigt sich nämlich viel mit der Abstammung der Pflanzensippen, aber nicht mit der Herleitung der einzelnen Organe und Theile der Pflanzen, und doch muss diese vorausgehen und den Boden für jene bereiten. Um die phylogenetische Bedeutung jeder einzelnen Theilerscheinung der Ontogenie zu bestimmen, kann man dieselbe überall, wo sie vorkommt, benutzen. Um die phylogenetische Bedeutung der ganzen Ontogenie, also der Sippe, festzustellen, muss eine Reihe von Sippen gefunden werden, in der alle Einzelerscheinungen von einander abstammen, was sehr selten möglich ist.*«

Diese Kritik hält eben so Stich gegenüber den bisherigen phylogenetischen Tendenzen in der Zoologie; — möge sie beherzigt werden!

X. Zur Phylogenese des Wirbelthierauges.

Ich will mich nun zur Besprechung eines Capitels der Wirbelthierphylogenie wenden, das zu den allerinteressantesten gehört und zugleich am wenigsten eingehend bisher behandelt, ja erst seit Kurzem in der Fragestellung eine besondere Berücksichtigung gefunden hat. Und da ich eben erst von *Amphioxus* und Tunicaten gesprochen, so will ich das

Folgende anknüpfen an eine Betrachtung meines Freundes Prof. Lankester in dessen bekannter Schrift »Degeneration« p. 47.

Dort liest man:

»*Before saying anything further on the subject of degeneration, it seems desirable once more to direct attention to the myelonic or cerebral eye which the Ascidian tadpole possesses in common with all Vertebrates. All other animals which have eyes develop the retina or sensitive part of the eye from their outer skin. It is easy to understand, that an organ which is to be affected by the light should form on the surface of the body where the light falls. It has long been known as a very puzzling and unaccountable peculiarity of Vertebrates, that the retina or sensitive part of the eye grows out in the embryo as a bud or vesicle of the brain, and thus forms deeply below the surface and away from the light. The Ascidian tadpole helps us to understand this, for it is perfectly transparent and has its eye actually inside its brain. The light passes through the transparent tissues and acts on the pigmented eye, lying deeply in the brain. We are thus led to the conclusion — and I believe this inference to be now for the first time put into so many words — that the original Vertebrate must have been a transparent animal, and had an eye or pair of eyes inside its brain, like that of the Ascidian tadpole. As the tissues of this ancestral Vertebrate grew denser and more opaque, the eye-bearing part of the brain was forced by natural selection to grow outwards towards the surface, in order that it might still be in a position to receive the influence of the sun's rays. Thus the very peculiar mode of development of the Vertebrate eye from two parts, a brain-vesicle and a skin-vesicle, is accounted for.*«

Diese Hypothese Lankester's müsste, wenn sie richtig wäre, uns wieder in erneute Abhängigkeit von der »bekannten« Descendenzreihe Tunicaten-*Amphioxus*-Cyclostomen-Fische bringen, sie würde ein unübersteigliches Hindernis für die Degenerationshypothese werden, die ich vertheidige. Es ist also begreiflich, dass ich in etwas ausführlicherer Weise den Standpunkt darlege, den ich in dieser Frage einnehme. Ich bin dazu um so mehr gedrängt, als von verschiedenen Seiten das Problem der phylogenetischen Entwicklung des Wirbelthierauges berührt und Hypothesen geäußert werden, die meiner Meinung nach nicht diejenige Reife und Durcharbeitung erfahren haben, die dieses vielleicht interessanteste und verwickeltste phylogenetische Problem der ganzen Wirbelthierorganisation verlangt.

Als unbezweifelbare Thatsache steht vor uns die Entwicklung eines Sehorgans im inneren Hohlraum des sog. Ganglions der Tunicaten.

Die von mir vertretene Auffassung der Tunicaten-Abstammung zwingt dazu, dies Auge entweder als eine völlige Neubildung anzusehen, oder aber nachzuweisen, wie es aus dem Wirbelthierauge hat hervorgehen können. Die erstere Hypothese lässt sich schwer mit dem Princip des Functionswechsels in Einklang bringen, dessen stricte Anwendung und weitere Ausbildung meiner Meinung nach in dem Labyrinth der phylogenetischen Speculation am ehesten Aussicht auf definitive Lösungen gewährt, — so müssen wir also von vorn herein die zweite als die das wirkliche Problem enthaltende hier der Erörterung unterwerfen.

Aber um den phylogenetischen Weg der Umformung des paarigen und hochdifferenzirten Wirbelthierauges zu dem unpaaren und anscheinend sehr primitiven Sehorgans der Tunicaten zu finden, müssen wir zunächst das noch um Vieles schwierigere Problem ins Auge fassen, wie das typische, paarige Sehorgan der Vertebraten selbst phylogenetisch zu verstehen ist, — und dabei werden wir Wege einschlagen müssen, die so complicirt sind, dass ich mir gleich von vorn herein vorbehalten will, genauere Darlegungen erst allmählich zu liefern, hier aber die Hypothese nur in ihren Grundlinien darzulegen.

Will man sich ein Bild davon machen, mit welchen Widersprüchen gegenwärtig die Morphologie und Phylogenie des Wirbelthierauges behaftet ist, so mag man folgende zwei Citate lesen:

Im Grundriss der vergl. Anatomie, II. Aufl. 1878, sagt Gegenbaur (p. 540): »*Wie Olfactorius und Opticus keinen einzigen der für die Spinalnerven aufgeführten Charaktere erkennen lassen, sind sie auch nicht auf Metameren beziehbar. Sie gehören auch jenem Theile des Craniums zu, der nicht aus Concrescenz von Wirbelsegmenten ableitbar ist, und dürften jenen Nerven entsprechen, die wir bei Wirbellosen zu den gleichen Organen gehen sehen.*«

Nur vier Jahre später sagt Wiedersheim im Lehrb. der vergl. Anatomie der Wirbelthiere, I, p. 331:

»*Früher glaubte man, die Riech-, Seh- und Hörnerven als specifische Sinnesnerven den übrigen Hirnnerven scharf gegenüber stellen zu müssen, eine Ansicht, von der man für den N. acusticus zurückkam, sobald man dessen nach Art eines Spinalnerven vor sich gehende Entwicklung kennen gelernt hatte. So blieben also nur noch der Olfactorius und Opticus in ihrer Sonderstellung übrig, aber Alles weist darauf hin, dass auch sie, vom genetischen Standpunkte aus, dem Acusticus und dadurch den übrigen Hirnnerven angeschlossen werden können, d. h. dass auch sie sich nach Art der Spinalnerven entwickeln.*«

Für den Olfactorius wird dann auf die bekannte Arbeit Marshall's

verwiesen, für den Opticus, bei Anerkennung seiner Entwicklung aus einem Hirntheil, doch angenommen, — auf Untersuchungen und Angaben von Kölliker gestützt, — dass die eigentlichen Fasern des Opticus nach Art der Spinalnerven sich erst secundär in das Gerüst von Stützzellen, zu dem die primäre Opticusbahn herabsinkt, hineinbegeben.

Aber die Hypothesen wachsen heut zu Tage rasch,—vielleicht etwas zu rasch. Kaum streitet man sich mit mehr oder weniger Recht darüber, ob Olfactorius und Opticus sich nach dem Typus der Spinalnerven entwickeln, so wird von verschiedenen Seiten zu gleicher Zeit behauptet, die wichtigsten der Hirnnerven, Trigeminus, Facialis, Vagus, seien überhaupt nicht mit den Spinalnerven zu vergleichen. Schon in dem Nachtrage zur VIII. Studie erwähnte ich (p. 87), dass Dr. Ahlborn in seinem Aufsatz über Segmentation des Wirbelthierkörpers (Zeitschr. f. w. Zool. XL) diese Anschauung vertritt und zugleich dabei den Opticus »näher an die übrigen sensiblen Nerven heranzubringen« geneigt ist. Seitdem aber sprach sich zunächst Dr. August Froriep (»Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmusculatur« Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1885) sehr deutlich auf p. 52 folgendermaßen aus, nachdem er auf den frühzeitigen Zusammenhang der Ganglien des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus mit peripherischen Sinnesorganen (scil. der Seitenlinie resp. der sog. Schleimcanäle) aufmerksam gemacht hat:

»— *Vielleicht die schwerwiegendste der Differenzen* [zwischen Vagus und Hypoglossus] *scheint mir aber in der Natur der Ganglien gegeben zu sein. In der That, wenn die Ganglien der Visceralbogennerven, mögen dieselben nun selbständig bleiben, wie die Ganglien des Facialis und Glossopharyngeus, oder wie die des Vagus zu einer größeren Masse verschmolzen sein, in frühen Zuständen nichts Anderes waren als die nervösen Unterlagen peripherischer Sinnesepithelien, später aber, nachdem sie die Oberfläche verlassen, vielleicht lediglich Rudimente jener untergegangenen Organe vorstellen, dann dürfte es doch kaum noch statthaft erscheinen, diese Nervenknoten einfach homolog mit Spinalganglien zu setzen. Thut man das aber nicht mehr, dann fällt damit die Hauptstütze der spinalen Hypothese, wenigstens für die Gruppe der Visceralbogennerven im engeren Sinne (Acustico-Facialis, Glossopharyngeus und Vago-Accessorius), und man wird sich entschließen müssen, den Begriff*

des segmentalen Werthes dieser Nerven von der Vorstellung ihrer genetischen Identität mit Spinalnerven zu befreien[1].«

---

[1] Auf die mancherlei interessanten Angaben und Aufstellungen dieser Arbeit einzugehen, wird sich später Gelegenheit finden: immerhin aber möchte ich eine Reihe von Bemerkungen hier bereits aussprechen.

Auf p. 42 deutet der Verfasser einen Gedanken an, den ich eben so wie die Hypothese über die Natur der Nase und der Linse etc. seit Jahren verfolge und durchzuarbeiten suche, dass nämlich die Gehörblase der Wirbelthiere einer Kiemenspalte gleichzusetzen sei. Im Hinblick auf die VAN WIJHE'schen Angaben, wonach der Hyoidbogen potenziell aus zwei Visceralbogen bestünde, spricht Dr. FRORIEP die Vermuthung aus, die Gehörblase sei die hier postulirte Kiemenspalte. In der VII. Studie habe ich ausführlich die embryologischen Nachweise zu geben gesucht, dass in der That zwischen Hyoid und Hyomandibulare eine ausgefallene Kiemenspalte angenommen werden müsse und habe die Schilddrüse als letzten Rest der betreffenden Bildung in Anspruch genommen. Seitdem hat auch VAN BEMMELEN in gewissen Blindsäcken der Spritzlochspalte diese vermisste Kiemenspalte erblicken wollen: Wer nun Recht hat, muss die Zukunft lehren. Als Haupthindernis für die Auffassung der Gehörblase als ehemaliger Kiemeneinstülpung sieht FRORIEP die von GEGENBAUR ausgesprochene Anschauung an, es entspräche der Acusticus einem dorsalen Aste, und sei als solcher dem Facialis zugehörig. MARSHALL, VAN WIJHE und BEARD haben sich dieser Anschauung angeschlossen. — FRORIEP meint aber, das Vorkommen von Sinnesorganen an den ventralen Ästen der Visceralbogennerven erleichtere es, auch den Acusticus für einen ventralen Ast zu erklären. Ob dieses Argument nun ausreichend befunden werden möchte, will ich dahingestellt sein lassen: ich bin aber in der Lage im weiteren Verfolg meiner Darstellungen viel stärkere Argumente herbeizuschaffen, welche in der That den Acusticus als einen ventralen Ast und die Gehörblase als eine frühere Kiemenspalte erscheinen lassen. Da ich aber in der Reihenfolge meiner Darlegungen nach bestimmten Gesichtspunkten verfahre, so will ich die nähere Darlegung dieser Verhältnisse noch vertagen.

Was fernerhin die von FRORIEP (l. c. p. 43) gemachten Angaben betrifft, oralwärts vom Facialis und dem ihm zugehörigen Organ der ersten Kiemenspalte fänden sich keine Spuren ähnlicher Organe mehr, speciell am Trigeminus seien keine Spuren von Verbindungen mit der Epidermis nachzuweisen, so mag das für die von ihm bearbeiteten Säugethiere zutreffend sein, für die Selachier muss ich es in Abrede stellen und die Gegenüberstellung des Trigeminus und der Gruppe Facialis, Glossopharyngeus und Vagus ablehnen. Diese Nerven verhalten sich in der beregten Eigenthümlichkeit gleich. Damit freilich bin ich weit entfernt, zugeben zu wollen, dass sie aus dem Rahmen der Spinalnerven heraustreten, wie AHLBORN, FRORIEP und auch ganz kürzlich BEARD behaupten. Indess kann eine einigermaßen genügende Erörterung dieser Fragen nicht ohne Hereinziehung sehr umfänglicher Argumente stattfinden, — und so möge auch sie vertagt bleiben.

Dagegen möchte ich einem Missverständnisse in einem anderen Gebiete vorbeugen. FRORIEP behauptet nämlich, »die Zungenmusculatur entwickele sich aus einer Gewebsmasse, welche in continuirlichem Zusammenhange mit der Anlage der oberen (vorderen) Extremität stehe«. So weit freilich FRORIEP gegen HIS »den Schlundbogenapparat als einen morphologisch selbständigen Bestandtheil zwischen die Urwirbelleiste und die WOLFF'sche Leiste sich eindrängen« lässt, bin ich durch-

Ohne von der schönen Arbeit Froriep's Kenntnis zu haben, hat Beard in einer Vorläufigen Mittheilung »On the cranial ganglia and segmental sense organs of fishes« (Zool. Anzeiger, VIII. Jahrg., No. 192, p. 220 ff.) Mittheilungen gemacht, die sich mit den Untersuchungen Froriep's z. Th. decken. Beard nimmt aus den Beziehungen der Ganglien des Trigeminus, Facialis, Acusticus, Glossopharyngeus und Vagus zu den sog. Schleimcanälen oder wie er sie, gewiss richtig, nennt, »segmental sense-organs«, Anlass, diese Ganglien in Herkunft und Bedeutung von den einfachen Spinalganglien zu trennen und sagt: sie böten in ihrer Entwicklungsweise »more primitive features« als die Spinalnerven und Ganglien. Ihm ist die Gehörblase, — wie er schon in einer früheren Vorläufigen Mittheilung betonte, — ein umgewandeltes segmental-sense-organ, ja er möchte auch die Nase zu einem solchen stempeln[1].

---

aus seiner Meinung. Aber die Musculatur der Zunge steht nur in so fern in continuirlichem Zusammenhange mit der Anlage der oberen Extremität, als ihre Muskeln den Urwirbeln, nicht den Visceralbogen, entstammen. Sie aber direct mit der Extremität in Zusammenhang zu bringen, ist unthunlich, vielmehr entspricht die Zungenmusculatur dem oralen Fortsatz des M. rectus abdominis, der die am meisten ventrale Partie des Urwirbel-Muskelsystems ist, und sich erst bildet, wenn die Muskelknospen, welche die Extremitäten versorgen, sich von der ventralen Grenze der Urwirbel abgelöst haben. Dass sie Körpermuskeln, nicht Visceralmuskeln, sind, haben Vetter anatomisch, Van Wijhe und ich embryologisch bei Selachiern nachgewiesen, der Hypoglossus, der sie innervirt, ist also, wie Froriep sehr richtig und in vortrefflicher Weise begründet, ein reiner Spinalnerv. Seine bei Säugethieren gemachte Beobachtung lässt sich sehr leicht auch bei Selachiern verificiren, und durch neue und wichtige Argumente die ganze Frage noch wesentlich vertiefen.

[1] Wie es meist in Vorläufigen Mittheilungen geschieht, weist der Verfasser auch hier auf Folgerungen hin, die nicht ganz genügend begründet werden: er schließt aus der Zahl der segmental sense organs auf die Zahl der Segmente im Wirbelthierkopf. Ich habe schon in der VII. Studie (p. 110 ff.) auf die eigenthümliche Tendenz verwiesen, die Zahl der vermeintlich im Kopf enthaltenen Ursegmente durch bestimmte Kategorien von Organen berechnen zu wollen. Erst waren es die knöchernen Wirbel, dann die knorpligen Visceralbogen, dann die Nerven, darauf die Kopfhöhlen, — jetzt werden die segmentalen Sinnesorgane als Exponenten dieser Zahl angesehen. Indess muss ich auch hier wiederholen: ohne die erschöpfende Behandlung des ganzen Kopfes, ja des ganzen Körpers lässt sich hier nicht durchdringen, — ja im besten Falle wird man überhaupt nur zu einer Minimalzahl gelangen können, und es in gesunder kritischer Vorsicht immer fraglich lassen müssen, ob nicht noch mehr Segmente anzunehmen sind, die keine sicher wahrnehmbare Spuren hinterlassen haben, — Spuren, die wir indess bei fortschreitendem Verständnis doch vielleicht mit Recht wenigstens muthmaßen dürfen. Es kommt ja doch auch nicht darauf an, zu sagen: vier oder acht oder zwölf Segmente sind im Wirbelthierkopfe enthalten, sondern vielmehr darauf, nachzuweisen, auf welche einfachere

Also die Frage, ob Olfactorius und der uns hier interessirende Opticus nach Art der Spinalnerven gebaut und als solche zu begreifen wären, complicirt sich schon, wenn die Unterscheidung Froriep's und Beard's zwischen Cranial- und Spinalnerven in der Weise zu Recht beständen, wie diese Autoren anzunehmen scheinen.

Indess hoffe ich für den Opticus die alte Auffassung unschwer als die richtige feststellen und die Analogien mit Acusticus und Olfactorius zurückweisen zu können.

Das Motiv, welches Wiedersheim und Ahlborn geleitet zu haben scheint, auch den Opticus zu einem Spinalnerven herabdrücken zu wollen, liegt wohl in dem Umstande, dass, wenn der Olfactorius als Spinalnerv gelten muss, es unmöglich wäre, den Opticus, der als hinter ihm gelegen angesehen wird, für einen umgewandelten Theil des Gehirns zu erklären. In die Reihe der Spinalnerven eine solche Bildung des Gehirns einzuschalten, erscheint misslich, wenn nicht undenkbar, und einer solchen Eventualität könnte man nur ausweichen, wenn nachgewiesen würde, dass der Opticus gleichfalls in die Zahl und Reihe der Spinalnerven eingereiht würde.

Hier ist indess das πρωτον ψεῦδος, — und es aufzudecken, soll die Aufgabe der nachfolgenden Darstellung sein.

So lange man das Wirbelthierauge als ein in phylogenetischer Beziehung mehr oder weniger untheilbares Gesammtorgan auffasst, so lange kann man natürlich versuchen, in dem Opticus auch die alleinige Grundlage desselben und darum in der richtigen Erfassung seiner morphologischen Bedeutung auch die Gesammtfrage nach der phylogenetischen Geschichte des Auges gelöst zu sehen. In dieser Richtung ist bisher das Problem aufgefasst worden, ja, der eine der beiden Autoren, welche den concreten Versuch gemacht haben, die Phylogenese des Wirbelthierauges zu behandeln, Prof. Wilh. Müller in Jena[1], hat sich

Gestalt sich diese complicirteste Structur des ganzen Thierreiches reduciren lässt, und welche Processe thätig waren, die Complicationen hervorzurufen und durchzuführen! In der Rechnung, die Mr. Beard aufstellt, und der zufolge vor dem Vagus sich sechs Segmente befinden sollen, ist nicht bloß der Fehler gemacht, das Ganglion ciliare dem Oculomotorius zuzuschreiben, während es, wie schon Van Wijhe angegeben, und ich auf das Positivste bestätigen kann, der Trigeminusgruppe angehört, sondern es ist gar nicht in Rechnung genommen, dass es auch Segmente geben könnte, deren Sinnesorgane abortirt sind. Wir werden weiter unten sehen, dass viel verwickeltere Operationen erforderlich sind, um auch nur annähernd die Minimalsumme solcher Kopfmetameren festzustellen.

[1] Über die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Festgabe an Carl Ludwig. Leipzig 1874.

fast ausschließlich darauf beschränkt, die Verhältnisse der Retina und des Opticus zu erörtern. Die Resultate dieser Arbeit müssen nothgedrungen sehr einseitig bleiben. Es kommt nun aber noch hinzu, dass der Verfasser dieser an sich sehr werthvollen Arbeit ganz befangen blieb in der Doctrin der Descendenzreihe Tunicaten-*Amphioxus*-Cyclostomen-Fische und des damaliger Zeit streng dogmatisch gefassten biogenetischen Grundgesetzes, so dass er verleitet ward, die Verhältnisse, besonders der Cyclostomen, als ausschlaggebend anzusehen, und sie ohne Weiteres den Speculationen zu Grunde zu legen, die er in der beregten Arbeit ausspricht. Dies wird besonders klar, wenn man die folgenden Worte (l. c. p. XIII) liest:

»*Das Auge selbst zeigt bei Myxine einen Bau, welcher mit der Annahme stimmt, dass dasselbe noch in der Entwicklung zu dem complicirten Apparat, welchen die höheren Vertebraten besitzen, begriffen ist. Mit der äußeren Musculatur fehlt die Sonderung der Mesodermhülle in eine innere gefäßreichere und eine äußere gefäßarme Schicht; mit der Linse fehlt die Iris und die zugehörige innere Musculatur. Die Einstülpung der lateralen Wand der ursprünglichen Augenblase ist bereits vorhanden, sie ist bedingt durch die Entwicklung einer papillenartigen Gefäßschlinge, welche gleich der ganzen Mesodermhülle dem Gebiet der Arteria ophthalmica angehört und ihre Adventitia in Schleimgewebe verwandelt. Dieser Schleimgewebestock kann nur der Glaskörperanlage der höheren Wirbelthiere entsprechen; es verdickt sich der Theil der primitiven Augenblase, welcher einen besonderen Abschnitt des Gefäßsystems zugewiesen erhält. Aus dem Fehlen der Linse bei Vorhandensein eines Glaskörpers ergiebt sich der für die Phylogenese wichtige Schluss, dass die Glaskörperanlage älter ist, als die Bildung der Linse* [?], *das Fehlen der Linse erklärt sich einfach aus dem Umstande, dass die Energie des Wachsthums der beiden Augenblasen noch nicht so beträchtlich ist, dass die Haut unter Verdrängung der zwischenliegenden Muskelanlagen erreicht würde* [?]. *Die geringere Energie in der Entwicklung des Sehorgans bei Myxine ist aber höchst wahrscheinlich eine Folge der unverhältnismäßigen Entwicklung, welche zunächst das Witterungsorgan erfahren hat* [?]; *damit ist ein Anschluss an die Tunicaten gegeben, in so fern bei diesen das Geruchsorgan das constantere und in vielen Fällen entwickeltere Organ ist. Pigmentlamelle und Retina zeigen einen Bau, welcher mehrfach an frühere Entwicklungsstadien der höheren Vertebraten erinnert. Die Pigmentlamelle hat die Fortsätze bereits entwickelt, durch welche sie in die Peripherie der Retina eingreift, aber diese Fortsätze entbehren noch des Pigmentes. Die großen, die*

Peripherie der Retina in einfacher Lage einnehmenden Zellen sind ganz sicher die eigentlichen Sinneszellen, welche in der nachstehenden Abhandlung durchweg als Sehzellen bezeichnet werden sollen, sie sind aber noch rings von Stützgewebe umgeben, gerade wie in früheren Entwicklungsperioden die Sehzellen der höheren Wirbelthiere, ehe sie über die Limitans externa hinaus sich verlängert haben. Damit steht im Einklang, dass Cuticularfortsätze und Abscheidungen im Protoplasma den Sehzellen der Myxine noch vollständig abgehen. In Folge der ganzen Anlage des Auges liegt die Ausbreitung der Sehnerven im Augeninneren, die percipirenden Elemente sind nach außen gerichtet; damit ist wieder ein Anschluss an entsprechende Verhältnisse bei Wirbellosen gegeben, außerdem das für die Wahrnehmung von Lichtwellen günstigste Verhältnis hergestellt.«

In dieser Darstellung ist fast gar keine Rede von der phylogenetischen Bedeutung der sog. Nebenapparate des Auges, wie der Augenmuskeln, der sie innervirenden N. oculomotorius, trochlearis und abducens; eben so wenig wird Rücksicht auf die Gefäße des Auges, die sehr merkwürdigen Complicationen derselben, ihren Ursprung und ihre Beziehung zu anderen Gefäßen genommen. Von Linse und Glaskörper wird nur der mehr als bedenkliche Schluss ausgesprochen, der Glaskörper sei phylogenetisch älter als die Linse, und das alte und schwierige Problem der umgekehrten Richtung der Retina-Elemente wird nicht berührt. Eben so wenig wird auf die topographischen Beziehungen des Auges eingegangen, die Lagerungsverhältnisse der Orbita zum sog. Primordialschädel und zu den übrigen Skelettbildungen des Kopfes gelten offenbar als selbstverständlich, — es wird eben nur auf Grund der als bewiesen angenommenen »bekannten« Descendenzreihe die histologische Structur des Cyclostomenauges mit dem anderer Wirbelthiere verglichen und für feststehend gehalten, dass letztere aus ersterer abzuleiten sei. Dass eine solche, rein vergl. anatomisch-embryologische Arbeit schwerlich ausreichen könne, das phylogenetische Problem zu lösen, erscheint nach den Worten, die ich über das Verhältnis der Vergl. Anatomie zur Phylogenie in der VIII. Studie p. 74 ff. geäußert habe, von selbst zu folgen: es fehlt meines Erachtens nahezu Alles, was zur Aufklärung der Phylogenese des Wirbelthierauges gehört.

Der zweite Autor, welcher sich mit dem großen Problem beschäftigt, ist Balfour (Comp. Embryol. II, p. 419).

Balfour's Standpunkt ist bereits ein wesentlich richtigerer. Obschon er die Descendenzlinie Tunicaten-*Amphioxus*-Cyclostomen-Fische

nicht verwirft, so anerkennt er doch, dass die ersteren drei beträchtliche Reductionen erlitten haben, und sieht sowohl im Auge der Tunicaten, wie auch in dem der Cyclostomen so starke Anzeichen der Degeneration, dass er auch der oben erwähnten LANKESTER'schen Hypothese die Wahrscheinlichkeit abspricht. Die Hauptschwierigkeit scheint ihm in dem Umstande zu liegen, dass die Retina der Vertebraten ein Stück des Vorderhirnes sei, und er giebt dafür folgende Erklärung:

»*The fact of the retina being derived from the fore-brain may perhaps be explained in the same way as has already been attempted in the case of the retina of the Crustacea: i. e. by supposing that the eye was evolved simultaneously with the fore-part of the brain. The peculiar processes which occur in the formation of the optic vesicle are more difficult to elucidate: and I can only suggest that the development of a primary optic vesicle, and its conversion into an optic cup, is due to the retinal part of the eye having been involved in the infolding which gave rise to the canal of the central nervous system. The position of the rods and cones on the posterior side of the retina is satisfactorily explained by this hypothesis, because the posterior face of the retina is the original external surface of the epidermis, which is infolded in the formation of the brain, so that the rods and cones are, as may be anticipated, situated on what is morphologically the external surface of the epiblast of the retina.*

»*The difficulty of this view arises in attempting to make out how the eye can have continued to be employed during the gradual change of position which the retina must have undergone in being infolded with the brain in the manner suggested. If however the successive steps in this infolding were sufficiently small, it seems to me not impossible that the eye might have continued to be used throughout the whole period of change, and a transparency of the tissues, such as Lankester suggests, may have assisted in rendering this possible.*

»*The difficulty of the eye to continuing be in use when undergoing striking changes in form is also involved in Lankester's view in that if, as I suppose, he starts from the eye of the Ascidian tadpole with its lenses turned towards the cavity of the brain; it is necessary for him to admit that a fresh lens and other optical parts of the eye became developed on the opposite side of the eye to the original lens; and it is difficult to understand such a change, unless we can believe that the refractive media on the two sides were in operation simultaneously. It may be noted that the same difficulty is involved in supposing, as I have done, that the eye of the Ascidian tadpole was developed from that of the Vertebrate. I should however be inclined to suggest, that the eye in this case ceased for*

a period to be employed; *and that it has been redeveloped again in some of the larval forms. Its characters in the Tunicata are by no means constant.*«

Diese Darlegung Balfour's kommt in mehr als einem Punkt der Auffassung ziemlich nahe, die ich selbst seit mehr als zehn Jahren mir gebildet habe, und schon hegte, als ich den »Ursprung der Wirbelthiere« schrieb. Dass ich sie dort mit keinem Wort andeutete, geschah überlegter Weise: ich war überzeugt, dass sie von Niemand gutgeheißen und die Aufnahme der kleinen Schrift nur noch ungünstiger gestalten würde als sie ihr so schon bevorstand. Und in der That konnte schon Balfour sich nicht entschließen, meine Hypothese über das Zustandekommen des Wirbelthierauges für etwas Anderes als eine »ingenious fancy« zu halten, mit der er nur so weit übereinstimmen konnte, als sie, parallel mit seiner eigenen Hypothese, die Umkehrung der Retina als aus der Schließung des Medullarrohres resultirend ansah und in ihr den deutlichen Beweis erblickte, dass einstens und vor dieser Schließung eine cuticulare Linse auf der Seite der Stäbchen und Zapfen befindlich gewesen sein müsse. Ähnliche Anschauungen haben ja auch Richard Hertwig und neuerdings Prof. Carrière geäußert. Balfour konnte meine Hypothese nicht anerkennen, weil sie im Zusammenhang stand mit meiner Auffassung des Wirbelthiermundes und der ursprünglichen Kiemenspaltennatur desselben: ich postulirte vor dem Munde gelegene Kiemen und die Umwandlung einiger derselben in distincte Hilfsapparate des jetzigen Wirbelthierauges; darauf ging er nicht ein, versuchte vielmehr die eine dieser von mir als Kiemenrest gedeuteten Structuren, die Chorioidealdrüse der Teleostier, als Homologon der Spritzlochkiemen der Selachier zu betrachten (l. c. p. 265), in welcher Betrachtung ihm Prof. Hoffmann zu folgen suchte, aber, wie ich schon in Studie IV p. 148 anführte und demnächst ausführlich beweisen werde, mit wenig Glück. So blieb also die Übereinstimmung zwischen Balfour und mir eine nur partielle: ich habe aber keinen Zweifel, dass wir uns völlig verständigt haben würden über diese wie über die meisten anderen Divergenzen unserer Auffassung über die Wirbelthierphylogenese, hätte der frühe und jähe Tod nicht mich des intimen Freundes und die Wissenschaft eines eben so vorurtheilsfreien wie klaren Kopfes beraubt. Es war oft zwischen uns besprochen worden, dass, nachdem erst Balfour auf Grund seiner Forschungen das ganze morphogenetische Problem des Wirbelthierorganismus neu behandeln konnte, während ich durch die großen praktischen Aufgaben, in die mich die Gründung der Zoolog. Station verwickelte, völlig in Anspruch genommen war, dieselbe Arbeit danach von mir unternommen werden würde auf Grund meiner abweichenden

Hypothesen, die dann in loyaler Discussion mit genauer Abwägung des pro und contra zu einer Einigung oder wenigstens zu genauer Präcisirung der ungelösten Fragen geführt haben würde. Im Begriff einen der schwierigsten Theile dieses Gesammtproblems hier zu erörtern, kann ich mich nicht enthalten, von Neuem zu beklagen, dass einer der gründlichsten Kenner des wissenschaftlichen, — sit venia verbo! — Actenmaterials, der zugleich ein vorzüglicher Dialektiker war, nicht mehr da ist, um sein unbestechliches Urtheil in die Wagschale zu legen.

Derjenige Punkt, auf welchen weder W. Müller noch Balfour die geringste Rücksicht genommen haben, obschon er von der größten Bedeutung ist, betrifft die Ausstattung des Auges mit einer besonderen Musculatur. Und dies ist seitens Balfour's um so auffallender, als es seinen Untersuchungen zunächst zu danken ist, dass wir etwas vom Ursprung der Augenmuskeln erfahren. Und das, was wir erfahren, war in der That merkwürdig genug und hätte zu eingehendstem Nachdenken auffordern sollen.

Balfour deutete an, dass die verschiedenen Muskeln des Auges (Rectus externus und internus, superior und inferior, Obliquus superior und inferior) ihren Ursprung aus den vordersten Kopfhöhlen nahmen, also aus Bildungen, deren seriale Homologa in Kiemenmuskeln umgewandelt wurden. Marshall verfolgte diese Andeutungen und stellte die Beziehungen der einzelnen Kopfhöhlen zu den einzelnen Augenmuskeln fest. Als Resultat ergab sich, dass die M. rectus internus, superior, inferior und Obliquus inferior aus der vordersten, von Balfour praemandibular genannten Kopfhöhle hervorgingen, während der Obliquus superior von dem dorsalen Stück der zweiten oder mandibularen Höhle, der Rectus externus sogar aus dem dorsalen Stück der dritten oder Hyoidhöhle gebildet ward. In der Abhandlung, welche diese Angaben enthält, bemerkt Marshall aber weiterhin Folgendes[1]:

»*In the anterior part of the head the dorsal ends of the head cavities are situated above the tops of the visceral clefts; consequently, after these clefts are formed, the several head cavities, while they are separate from one another below, still communicate together dorsally. At the commencement of stage I the dorsal ends of the three anterior head cavities still communicate together, but between stages I and K they become separated. This point, which is not noticed by Balfour appears to be one of some*

[1] Head cavities and nerves of Elasmobranchs. Quart. Micr. Journ. Vol. XXI. 1881. p. 75.

importance, in as much as we have in this division of the dorsal part of the head cavity a segmentation of the mesoblast of the head, which is not directly caused by the visceral clefts, although it takes place along the same lines, or, more strictly along dorsal prolongations of these lines.

»*The dorsal portions of the first three head cavities lying above the level of the tops of the visceral clefts become, at a still later stage, cut off from the ventral portions lying in the visceral arches. The subsequent changes undergone by these dorsal and ventral portions differ materially from one another, as will be noticed later on. In the trunk we also find a division of the coelomic cavity on either side into a dorsal or vertebral portion which forms a series of cavities occupying the centres of the protovertebrae, and a ventral or parietal portion forming the peritoneal cavity.*

»*It becomes now an interesting question, whether this division of the head coelom into dorsal and ventral portions is not strictly comparable to the division of the body coelom into vertebral and parietal portions.*«

Marshall vermochte aus Mangel an Material diese Frage nicht weiter zu verfolgen. Van Wijhe nahm dieselbe aber auf und suchte sie definitiv dahin zu beantworten, dass er neun Mesodermsegmente des Kopfes annahm, die sich wie die Rumpfsegmente in einen dorsalen und ventralen Theil schieden; der dorsale sollte als Äquivalent der Urwirbel anzusehen sein, die aus ihm hervorgehenden Muskeln also den Körpermuskeln serial homolog sein. Als solche Muskeln, die dem 7.—9. Segmente des Kopfes angehörten, wurden kleine »vom Schädel zum Schultergürtel ziehende Muskeln, nebst dem vordersten Theile des Sterno-hyoideus« betrachtet, sie werden vom Hypoglossus innervirt, der als ventrale Wurzel zu dem Vagus gezählt wird. Das 6. Segment zeigt nur »sehr rudimentäre« Urwirbelmuskeln, ohne wahrnehmbare Innervation. Das 4. und 5. Segment lassen die Urwirbelpartie völlig zu Grunde gehen, eben so die ventrale Nervenwurzel. Das 3. Segment liefert aus seinem Urwirbeltheil den M. rectus externus, innervirt vom N. abducens als ventraler Wurzel des Acustico-Facialis; das 2. Segment den M. obliquus superior mit dem N. trochlearis als ventraler Wurzel zum Trigeminus, das erste, vorderste Segment endlich constituirt aus seinem Urwirbelbezirk die M. rectus internus, superior und inferior und obliquus inferior. Innervirt werden sie vom Oculomotorius als ventraler Wurzel, zu welcher der Ophthalmicus profundus als dorsale gerechnet wird. In den Segmenten 2—9 werden als aus dem Pericardium und den Wänden der Visceralbogenhöhlen stammende Muskeln

die Kiemen- und Kiefermusculatur gerechnet, während die erste Kopfhöhle ohne eine solche ventrale Partie bleibt.

Die Beweise für diese Auffassung sucht Van Wijhe in folgenden Verhältnissen. Er sagt (l. c. p. 4):

»*Zum Beweise, dass die Somite des Kopfes in der erwähnten Periode* [d. h. Stadium H und I Balfour's] *denen des Rumpfes gleich zu stellen sind, führe ich an:*

1) Dass die Länge (parallel der Längsachse des Körpers) der Somite sich im ganzen Körper gleich verhält. [?] *Diese Länge nimmt vom Schwanze, wo die Somite am kürzesten sind, allmählich zu, so dass das zweite Kopfsomit länger ist als eins der folgenden. Das erste macht eine Ausnahme, denn es ist verhältnismäßig sehr kurz, wenigstens wenn man seine vordere Verlängerung nicht mitrechnet.*

2) Dass die obere Grenzlinie der Rumpfsomite ununterbrochen in diejenige der Kopfsomite übergeht. Diese Linie verläuft im vorderen Körpertheile, der Kopfbeuge entsprechend, bogenförmig hinunter.

3) Dass die untere Grenze der Somite sowohl im Kopfe als im Rumpfe nur wenig unter der oberen Grenze des Darmes liegt.

Aus Letzterem folgt, dass die Kiementaschen, da sie Ausstülpungen der Seitenwand des Darmes sind, unter der unteren Grenzlinie der Kopfsomite entstehen..... Lässt sich wegen dieser Lage der Somite und wegen der Bildungsweise der Höhlen in den Visceralbogen schon vermuthen, dass diese Höhlen nicht, wie Balfour glaubte, zu denen der Somite, sondern zu dem ventralen Theile der Leibeshöhle gehören, so werden wir dies durch die Verbindungen dieser Höhlen im folgenden Stadium bewiesen sehen. Hierum werde ich die Höhlen der Somite getrennt von dem ventralen Kopfcoelom behandeln. Während die ventrale Leibeshöhle im Rumpfe eine bleibende Bildung ist, geht sie im Kopfe, wie wir sehen werden, nachdem sie erst durch die Kiementaschen unvollkommen in Stücke getheilt ist, großentheils zu Grunde.«

Diese Doctrin hat sicherlich viel Verführerisches, und ist von vielen Seiten mit Beifall aufgenommen worden. Indessen habe ich schon in der VII. Studie p. 9 meine Reserven gemacht, und mir dort vorbehalten, meinen Widerspruch an anderer Stelle zu formuliren. Dazu ist jetzt der Moment gekommen.

Beobachtet man zunächst die Art der Umwandlung der Myotome am Rumpf in wirkliche Musculatur, so sieht man überall denselben Process: eine erste Bildung von Muskelfasern an einer mittleren Stelle der inneren Wandung des Urwirbels. Die Fasern liegen horizontal und parallel mit der Längsachse des Körpers. Diese Art der Muskelbildung

erfolgt auch bei den vordersten, sehr rudimentären Urwirbeln, aus welchen der M. subspinalis seinen Ursprung nimmt, und welche von Van Wijhe zum 6.—9. Kopfsegmente gezählt werden. An dieser Grenze hört aber dieser Process auf.

Vergleicht man damit die Umwandlung der ventralen Partien der Kopfhöhlen, aus denen die Musculatur der Kiemen und Kiefer hervorgeht, so zeigt schon ein oberflächliches Examen, dass der Process ein anderer ist. Nicht an einer bestimmten Stelle, sondern an der ganzen Wandung erfolgt die Umwandlung in Muskelfasern, nur eine äußerste Partie am distalen Ende des Schlauches verbleibt längere Zeit in Gestalt embryonaler Zellen liegen. Zugleich erfolgt dieser Umwandlungsprocess sehr viel später, als derjenige der Urwirbel; auch lässt sich ein histogenetischer Unterschied in der Bildung der Muskelfasern erkennen, auf dessen nähere Erörterung ich an dieser Stelle nicht eingehen will.

Bei der Umwandlung der vordersten Kopfhöhlen, sowohl der praemandibularen, als auch der mandibularen und Hyoidhöhle in wirkliche Muskeln erkennt man nun, dass sie alle in ihrem Gesammtbestande sich verhalten wie die ventralen Partien der hinteren Kopfhöhlen, nicht wie die Urwirbel. Und dies ist, ich betone es ausdrücklich, nicht nur der Fall an ihren ventralen Partien, sondern ebenfalls an den dorsalen, und, worauf es ganz besonders hier ankommt, an den Partien, aus denen sich der Rectus externus und der Obliquus superior bildet. Ein Gegensatz zwischen diesen Augenmuskeln und den anderen, aus der vordersten Kopfhöhle sich bildenden, ist in keiner Weise zu beobachten, während es sehr leicht ist, einen starken Gegensatz zwischen ihrer Bildung und derjenigen der Urwirbel festzustellen.

Die fundamentale Wichtigkeit dieses Unterschiedes wird aus den Folgerungen klar hervortreten, die ich für die hier vertretene Hypothese über die Phylogenie des Auges daraus ziehe. Es ist darum wichtig, die Argumente zu stärken, welche für die Natur der Augenmuskeln als Gruppe der visceralen Muskeln sprechen. Nun führt Van Wijhe in einer Anmerkung auf p. 16 seiner oft citirten Schrift an, sein auf ontogenetischer Forschung beruhender Nachweis der Urwirbelnatur der Augenmuskeln decke sich mit den von Anton Schneider auf Grund vergl.-anatomischer und histologischer Untersuchungen zu Tage geförderten Argumenten. In der That glaubt Schneider den Beweis geliefert zu haben, dass die Augenmuskeln Körpermuskeln seien, und stützt sich auf die Untersuchung der Querschnitte, um die Angaben von Stannius und Langerhans zu entkräften, welche sich, gleichfalls nach

histologischer Untersuchung, dafür entschieden haben, die Augenmuskeln der Cyclostomen in ihrer Structur mit den Kiemenmuskeln in dieselbe Kategorie zu versetzen. Es muss auffallend erscheinen, dass STANNIUS den Unterschied in der histologischen Constitution dieser beiden Muskelgruppen gerade durch die Untersuchung der Augenmuskeln feststellen zu können glaubte, ohne irgend wie von einer Auffassung beeinflusst zu sein, welche diesen Unterschied zu wichtigen Speculationen benutzt hätte. Auch LANGERHANS urtheilt einfach nach vorliegendem Befunde, während SCHNEIDER bereits von Tendenzen geleitet ward, die größere Ziele ins Auge fassten. Ich bin freilich noch stärker beeinflusst oder interessirt in der Entscheidung dieser Frage, hege aber dennoch, wie ich glaube, nach umfassender Prüfung des Thatbestandes keinen Zweifel darüber, dass STANNIUS und LANGERHANS Recht behalten, und dass die sämmtlichen Augenmuskeln von Petromyzon in die Kategorie der Kiemenmuskeln gehören. Die Details der Untersuchung werde ich später geben, und man wird dann sehen, dass die Cyclostomen auch hier wieder den Ausschlag in einer Frage der allergrößten Bedeutung geben.

Lässt es sich nämlich feststellen, dass die Augenmuskeln **nicht** Körpermuskeln sind, also nicht Urwirbeln entsprechen, so fällt zunächst die von MARSHALL versuchte, von VAN WIJHE anscheinend bewiesene Scheidung eines ventralen und dorsalen Abschnittes in den Mesodermtheilen des Kopfes als illusorisch weg; wir behalten nur ventrale Mesodermbildungen übrig. Die Tragweite dieser Feststellung ist von geradezu überwältigender Bedeutung für alle Versuche, den Kopf und den Schädel der Wirbelthiere auf mehr oder weniger umgewandelte Wirbel zurückzuführen. Das wird weiter unten klar gemacht werden.

Für die Betrachtung der phylogenetischen Geschichte des Auges ist es aber von einschneidender Bedeutung, dass die es bewegenden Muskeln in dieselbe Kategorie gehören, wie die Muskeln der Visceralbogen, also die Kiemen- und Kiefermuskeln. Welche Processe müssen nun aber vorausgesetzt werden, die diese Beziehungen zu Stande gebracht haben? Hier liegt offenbar ein Geheimnis verborgen, dessen Existenz bisher von Niemand geargwöhnt war, auf das nur die Grundhypothese führen kann, welche in dem »Ursprung der Wirbelthiere« dargelegt ward.

Wenn eine seriale Homologie der Kopfhöhlen im Embryo nicht geleugnet werden darf, so kann schwerlich bezweifelt werden, dass

diese Bildungen auch ursprünglich in den Vorfahren der Wirbelthiere serial homologe Structuren darstellten und darum auch dieselben Functionen versahen. Welches waren nun aber diese Functionen?

Wir sehen Theile der dritten, vierten, fünften, sechsten, ja siebenten bis neunten Kopfhöhle in gleicher Weise sich zu Kiemenmuskeln umbilden; wir konnten in den voraufgehenden Studien die bereits von Balfour hervorgehobene und nach den Doctrinen der Vergl. Anatomie nicht zu bezweifelnde Homologie der Kiefermusculatur mit den Kiemenmuskeln dadurch evident machen, dass der Ursprung des jetzigen Wirbelthiermundes aus verschmolzenen Kiemenspalten wenn nicht sicher so doch wenigstens sehr wahrscheinlich gemacht ward, wodurch also auch die zweite Kopfhöhle der Hauptsache nach als gleichfalls der Function nach serial homolog mit den hinter ihr liegenden erwiesen ward. So blieb also nur die vorderste Kopfhöhle übrig, die den bisherigen Beobachtungen zufolge ausschließlich zum Aufbau der Augenmuskeln verwendet wird. Indess konnte ich schon in der VII. Studie darauf hinweisen, dass der M. levator labii superioris, welcher in die Kiefermuskelgruppe eingeht, wahrscheinlich aus der vordersten Kopfhöhle entspringt (l. c. p. 43): ich kann diese Vermuthung jetzt zur sicheren Behauptung umwandeln, und werde die entsprechenden Data später geben. Hiernach wäre also auch die vorderste Kopfhöhle in directe Beziehung zu Muskelgruppen gesetzt, welche ursprünglich den Kiemen zukamen. Es giebt aber noch ein anderes Product der vordersten Kopfhöhle, das nach der von mir vertretenen Hypothese eine deutliche Zugehörigkeit zur Kiemenmusculatur offenbart: es ist das jenes Stück, welches die vorderste Kopfhöhle der einen Seite mit der anderen im Embryo in Verbindung setzt und vor der Spitze der Chorda und unter der Hypophysiseinstülpung gefunden wird. Über dieses Stück haben Balfour, der es zuerst entdeckte, und Van Wijhe verschiedene Ansichten geäußert; der erstere hielt es für eine ventrale, der zweite für eine dorsale Bildung. An sich wäre diese Verschiedenheit der Meinungen wichtig genug, um ihr eine eingehende Prüfung zu widmen: sie gewinnt aber durch die hier entwickelte Hypothese über die Bedeutung der ersten Kopfhöhle noch wesentlich an Bedeutung und wird ausführlich erörtert werden in späteren Studien. Heute mag es genügen, das Resultat meiner eigenen Forschungen zu geben, wonach dieses Verbindungsstück der vordersten Kopfhöhlen die letzten Spuren der Hypophysismusculatur darstellt und aus der Zeit datirt, da diese noch als Kiemenspalte fun-

girte. Lässt sich dies mit Sicherheit feststellen, so würde also eine zweite Beziehung der vordersten Kopfhöhle zu Kiemenmuskeln erwiesen sein, und der ventrale Charakter des Verbindungsstückes um so mehr zu Tage treten, als überhaupt keine dorsalen Elemente in den vorderen Kopfhöhlen, nach den oben gemachten Angaben gefunden werden können.

Wenn nun also alle Kopfhöhlen in unmittelbaren Beziehungen zu Kiemenmuskeln stehen, wenn fernerhin nachgewiesen werden kann, dass auch die scheinbar dorsalen Stücke, ihrer Structur nach, Visceralmuskeln sind, so wird wohl der Schluss berechtigt erscheinen, dass auch sie einstens mit Kiemenbildungen in Connex standen und, ehe sie Augenmuskeln wurden, Kiemenmuskeln waren.

Im Augenblick aber, wo die Thatsachen zu Gunsten eines solchen Schlusses sprechen, tritt sofort das Postulat ein, anzugeben, zu welchen und zu wie viel Kiemenbildungen die Augenmuskeln zu rechnen sind.

Da gewinnt nun der Umstand ganz besondere Bedeutung, dass nur vier der Augenmuskeln aus der vordersten Kopfhöhle entspringen, dagegen der Obliquus superior aus der dorsalen Verlängerung der zweiten, der sog. Kieferhöhle, und der Rectus externus sogar aus den dorsalen Theilen der dritten oder der Hyoidhöhle. Im Zusammenhange mit der Erwägung dieses Verhältnisses muss auch die Innervation betrachtet werden, welche für die Derivate der vordersten Kopfhöhle den N. oculomotorius, für den Obliquus superior den Trochlearis, für den Rectus externus den Abducens aufweist.

Ich bin leider außer Stande, schon jetzt diese sehr berechtigte und gewiss sehr dringliche Frage zu beantworten. Das ganze Problem der Augenphylogenese ist von einer so großen Complicirtheit, dass es Jahre angestrengter und scharfsinnigster Forschungen erfordern wird, ihm im Detail beizukommen. Es scheint mir nicht zu viel gesagt, wenn ich behaupte, dass trotz der ausgedehnten Litteratur, über welche die Ophthalmologie verfügt, doch noch so gut wie gar nichts geleistet ist, um die jetzt zu Tage tretenden Probleme sach- und fachgemäß zu behandeln. Es wird darum auch erlaubt sein, an dieser Stelle die phylogenetische Gesammthypothese zunächst nur in großen Zügen darzulegen und der Zeit zu überlassen, sie in die zahlreichen Unterabtheilungen zu spalten, die sich aus dieser Darlegung mit Nothwendigkeit ergeben.

Und da bietet sich nächst der Frage nach der Zugehörigkeit der

einzelnen Augenmuskeln zu bestimmten Kiemengebieten sofort die andere dar: ob noch wirkliche Kiemenrudimente im Auge selber oder in seiner unmittelbaren Umgebung vorhanden sind, auf welche sich möglicherweise die Augenmuskeln als ehemalige Kiemenmuskeln zurückbeziehen lassen.

Die Beantwortung dieser Frage zwingt mich noch einmal zu einer Erörterung dessen, was eine Wirbelthierkieme ist. In der IV. Studie p. 140 ff. habe ich bereits darauf verwiesen, dass ich nicht anerkennen kann, zu einer Kieme gehöre zunächst und vor allen Dingen eine seitliche Ausstülpung des Entoderms. Als ich die bezügliche Auseinandersetzung niederschrieb (Sommer 1883), waren zwei Autoren damit beschäftigt, meine Hypothese über die ursprüngliche Kiemennatur der Hypophysis und der Nase mit dem Argumente zu widerlegen, eine Kieme bei Wirbelthieren setze nothwendigerweise eine vorgängige Entodermausstülpung voraus. Bezüglich der Nase war es Prof. Hoffmann in Leyden, der dieses Argument brauchte[1], bezüglich der Hypophysis Mr. W. B. Scott in Princeton N. J.[2]. Ich glaube also, nicht zu viel zu

---

[1] Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. 23. Bd. p. 88.

[2] On the development of the pituitary body in *Petromyzon* and the significance of that organ in other types. Science II. p. 184 ff.

Mr. Scott greift in dem eben citirten Aufsatz nicht bloß meine Deutung der Hypophysis als Kiemenspalte an, sondern erörtert noch andere Punkte, die eine Erwiederung meinerseits rechtfertigen.

Mr. Scott hatte in seinem früheren Aufsatze »Beiträge z. Entw.-Gesch. der Petromyzonten« wörtlich geschrieben wie folgt: »Die erste Andeutung des Geruchsorganes erscheint als eine seichte Einbuchtung oberhalb des Mundes, welche wir als gemeinsame Einstülpung für Nasengrube und Hypophysis betrachten können.« Auf der Tafel IX Fig. 31 findet sich ein sagittaler Längsschnitt abgebildet, welcher diese Einbuchtung zeigt und durch einen Strich zur Buchstabenbezeichnung *NHE* führt, welche in der Tafelerklärung die Erläuterung findet »gemeinsame Einbuchtung für Nasengrube und Hypophysis. Gegen diese Darstellung hatte sich zunächst Balfour gewendet, da ihm eine so auffallende Verschiedenheit in der Entwicklung der Hypophysis zwischen Petromyzonten und den übrigen Wirbelthieren unwahrscheinlich war, und nach Balfour gab mir die Untersuchung der Embryologie des *Petromyzon* und die hohe Wichtigkeit, die gerade in der richtigen Deutung der Hyphophysis für die von mir vertretene Auffassung des Wirbelthiermundes gefunden werden muss, Anlass, sehr eingehend den von Scott angegebenen Thatbestand zu prüfen. Das Resultat dieser Prüfung enthält die III. Studie, in welcher ich eben sowohl Scott wie Balfour entgegenzutreten genöthigt war, weil die Hypophysis der Petromyzonten weder aus einer gemeinsamen Einstülpung mit der Nase noch mit dem Munde hervorgeht, sondern separat zwischen beiden entsteht und erst nachträglich die getrennt davon entstehende Nasengrube in ihre sich vertiefende Einstülpung einbezieht. Mr. Scott ist nun geneigt, den Unterschied zwischen seiner und meiner Darstellung als auf »rather about terms than facts«

thun, wenn ich hier die Frage erörtere, in welcher Weise ursprüngliche Kiemen bei den Wirbelthieren Spuren von ihrer Existenz hinterlassen können.

---

beruhend anzusehen, »for the drawings correspond almost (!) exactly with those that I have already published and many more as yet unpublished«. Auf letztere kann sich begreiflicherweise meine Correctur der Scott'schen Angaben nicht beziehen: so weit aber die publicirten Zeichnungen Scott's in Frage kommen, so wird Mr. Scott gewiss keine Schwierigkeiten haben, zuzugeben, dass meine Fig. 3 zwei deutlich und weit getrennte Einstülpungen zeigt, von denen die vordere oder obere zur Nasengrube, die hintere oder untere zur Hypophysis wird, während zwischen beiden eine Partie indifferenter Ectodermzellen liegen. Von einer »gemeinsamen Einstülpung für Nase und Hypophysis« kann der thatsächlichen Lage der Dinge nach somit keine Rede sein, — obschon ich nicht das Geringste an meinen Deutungen oder Deductionen ändern würde, wenn die Einstülpung eine gemeinsame wäre. Das würde eben nur dafür sprechen, dass die Verkürzung der Entwicklung noch weiter vorgeschritten wäre. Wenn Mr. Scott indess sagt »the upper lip is somewhat rounded in longitudinal section and bounded anteriorly by a very slight depression, which is the beginning of the pituitary body; but, as this is also the beginning of the invagination to form the nasal sac (by nasal sac I mean the blind passage, as distinguished from the olfactory epithelium), I have preferred not to separate them, as Dohrn has done«. Wenn Mr. Scott jetzt von einer »invagination to form the nasal sac« spricht, so ist das allerdings etwas ganz Anderes, als wenn er von einer gemeinsamen Einstülpung für Nasengrube und Hypophysis redet, denn nasal sac und pituitary body sind nur zwei Ausdrücke für dasselbe Organ, während Nasengrube und der Nasengang oder -Sack der Cyclostomen eben so verschieden sind wie Stomodaeum und Hyphophysis bei den übrigen Vertebraten. Auch findet sich in der ersten, englischen Darstellung Scott's der folgende Wortlaut »the pituitary body is developed as a solid cord of cells, which are invaginated from the epiblast, together with a single median invagination for the olfactory pit«. Der »olfactory pit« ist eben die Nasengrube, und der »nasal sac« der Nasengang; letzterer hat gar nichts mit Geruchsorgan zu thun und ist nur zum Namen »Nasensack« gekommen, weil man nicht wusste, dass er das Homologon der Hypophysis sei, die eben bei den Cyclostomen nie von der Epidermis abgeschnürt wird, wie es ihr bei den übrigen Vertebraten geschieht. Es ist daher auch nicht richtig, wenn Scott in seiner ersten Mittheilung fortfährt (Quart. Journ. f. micr. Sc. XXI p. 150): »only the posterior part of this invagination is concerned in the formation of the pituitary body«. Wie bei den übrigen Vertebraten die Hypophysiseinstülpung und der lange Strang, der von ihr bis zu ihrem follikelbildenden Abschnitt geht, zur Hyphophysis gerechnet wird, eben so ist auch die ganze Länge des Nasenganges zur Hypophysis der Cyclostomen gehörig, — ein Umstand, der sehr wichtig für die Auffassung des ganzen Organs als ehemaliger Kiemenspalte ist, eben so wichtig, wie dass dieser lange Gang von Hause aus, wie es auch Scott nachträglich zugiebt, von einem Lumen durchzogen ist und nicht als »solid cord of cells« entsteht, wie er es früher behauptete. Wenn Scott in seiner letzten Darstellung also die Wendung gebraucht »which [i. e. the slight depression] is the beginning of the pituitary body; but as it is also the beginning of the invagination to form the nasal sac, I have preferred not to separate them«, so

Die Elemente, die gegenwärtig zur Bildung einer Wirbelthierkieme zusammentreten, sind die folgenden: 1) Verbindung einer Ausstülpung des Entoderms mit einer mehr oder weniger tiefen Einstülpung des Ectoderms und weiterhin secundäre Ausstülpungen des Entoderms, die sich nach dem Princip der Oberflächenvergrößerung in sehr verschiedener Weise verästeln. 2) Blutgefäße, welche ursprünglich aus einem einfachen Gefäßbogen hervorgehen, der vom Herzen oder dem Conus arteriosus zur Aorta geht, allmählich sich in eine oder zwei Venen und eine Arterie gliedert, welche durch primäre und secundäre Schlingenbildung in Communication bleiben und sogar ein Stück wandungslose Lacunenbildung einschalten. 3) Muskeln, welche in verschiedener Gliederung zur Bewegung der Kiemen dienen, die Kiemenspalten schließen oder öffnen, um den Durchtritt des Wassers zu reguliren resp. bei gleichzeitiger Benutzung des Darmes für die Ernährung dafür zu sorgen, dass diese nicht mit der Athmung collidire. 4) Nerven, welche diese Muskeln innerviren und die Sensibilität vermitteln, die, wie an allen übrigen Körpertheilen, so auch für die Kiemen existirt. 5) Knorpel, welche als Stützpunkte für die Action der Muskeln oder für die Spannung derjenigen Abschnitte der Kiemen dienen, die sonst in Gefahr kämen, durch die Bewegungen des Thieres oder einzelner seiner Theile gequetscht zu werden. 6) Bindegewebe, welches diesen Organcomplex umgiebt, und theils zu Ernährungszwecken Lympfgefäße bildet, theils all' die Functionen versieht, die dem Bindegewebe im Allgemeinen zufallen.

Diese Eintheilung, so allgemein gehalten sie auch ist, — jede einzelne Rubrik ließe sich leicht in eine beträchtliche Zahl von Unter-

---

handelt es sich allerdings nicht um einen Unterschied der »terms«, sondern der »facts«, welche den allerwichtigsten Einfluss auf die Deutung ausüben.

Was dann Scott's Kritik meiner Deutung der Hypophysis als einer unpaar gewordenen, vor dem Munde gelegenen Kiemenspalte angeht, so steht und fällt diese Kritik mit der ganzen bisher geltenden Auffassung der Wirbelthiermorphologie, wie sie Gegenbaur und Balfour — um nur diese beiden Hauptvertreter der vergl. Anatomie und vergl. Embryologie zu citiren — darlegen, und ich kann mich der Mühe überhoben halten, alle einzelnen Einwürfe zu widerlegen. Ich hätte auch schwerlich diesen Streit über die Hypophysis der Petromyzonten aufgenommen, wäre nicht die Feststellung des Factums von hoher Bedeutung, dass der wasserausspritzende Nasensack der Cyclostomen in seiner ganzen Länge homolog ist mit der Hypophysiseinstülpung der übrigen Wirbelthiere, deren Deutung dadurch wesentlich erleichtert und weggeführt wird aus der unfruchtbaren Region der Sinnesorgane oder Drüsenbildungen unbekannter Bedeutung, die wieder von Sinnesorganen oder Drüsenbildungen eben so unbekannter Bedeutung von irgend welchen gleichfalls unbekannten Wirbellosen abgeleitet werden.

rubriken spalten, — bietet nun Gelegenheit zu allen möglichen Varianten, deren sich der Functionswechsel bedienen kann, um aus einer Kieme andere Organe zu gestalten. Ich will versuchen, nur einige sehr naheliegende Elemente zu berühren, die ausreichen, um diese Veränderungen näher zu charakterisiren.

Stellt man sich vor, dass der Entodermsack nicht mehr mit dem Ectoderm sich verbinde und zu einer gemeinsamen Durchgangsöffnung verschmölze, so erhält man einen entodermalen Blindsack mit allen bisherigen Attributen einer Kieme, nur ohne die eigentliche Hauptsache: des Durchpassirens eines Wasserstroms. Die Athmung als solche würde also in diesem Apparate ein Ende haben. Der Apparat aber hört darum nicht auf zu existiren, seine einzelnen Componenten fungiren weiter, wenn auch in anderer Weise. Die entodermalen primären und secundären Ausstülpungen würden nicht mehr von Wasser, sondern von Speisesäften umgeben werden, die in irgend einer Weise im Darm angehäuft wären. Statt den Gasaustausch zu vermitteln, würden sie also wahrscheinlich anfangen z. Th. der Resorption zu dienen: die zahllosen, von der Kiemenfunction herrührenden Blutgefäße würden die Elemente zu einer chemischen Veränderung der resorbirten Stoffe liefern, vielleicht würden Verschmelzungen der ursprünglich als Kiemenblättchen existirt habenden Ausstülpungen des Entoderm stattfinden und dadurch drüsenartige Structuren hervorgerufen werden, die ihrerseits wieder allerhand Gefäßschleifen und Reticula aufwiesen, — kurz aus der Kieme wäre eine Darmdrüse geworden; die Muskeln werden ausgeschaltet, die Knorpel erst recht, die Innervation verändert sich oder hört auf.

Statt einer solchen Entwicklung könnte aber eine andere eintreten. Die eben dargestellte würde die meisten Chancen haben, je weiter nach hinten die Kieme gelegen ist, die verschwinden soll. Die Verbindung mit dem Ectoderm könnte aber auch aufhören an einer weiter nach vorn gelegenen Kieme. Die Entodermaussackung findet nach wie vor statt, da aber kein Wasser mehr eintreten soll, und ein Blindsack ohne solche Function nicht nur überflüssig, sondern event. schädlich wäre, so schnürt er sich nach Obliteration seines Lumens ab und wird ein Haufen Entodermzellen, umgeben von Blutgefäßen, Bindegewebe etc. Aber die Epithelwandungen dieses abgeschnürten Kiemensackes haben noch immer die Tendenz sich zu Blättchen auszustülpen, von Blutgefäßen durchzogen zu werden, eventuell lacunären Blutlauf in sich herzustellen. Jetzt aber kann es zu solchen Ausstülpungen in das Lumen des Kiemencanals oder, nach Absperrung vom Ectoderm, des Darmdivertikels nicht mehr kommen; die Entodermpartien liegen zu einer Blase oder Kugel vereint

mitten im Bindegewebe: die Proliferation der sie bildenden Elemente führt also zur Follikelbildung mit all den verschiedenen Configurationen, die aus der Umgestaltung der ursprünglichen Kiemengefäße, der Lymphgefäße, der Wandungen derselben oder der wandungslosen lacunären Blutbahnen hervorgehen können. Wir haben einen Typus von sog. Blutgefäßdrüsen von unbekannter Function vor uns.

Es kann aber auch ein anderer Vorgang Platz greifen. Das gesammte Entoderm kann zu Grunde gehen, aber die Gefäße bleiben. Natürlich verändern sie in irgend einer Weise auch ihre Composition und gegenseitige Verbindung: aber sie bleiben doch — und daraus gehen Wundernetze oder Ähnliches hervor.

Weiter können aber auch die Gefäße verloren werden, dagegen verschiebt sich gleich von vorn herein bei der ersten Unterbrechung der ursprünglichen Kiemenfunction die Wirkung der zugehörigen Musculatur, — sie erreicht vielleicht ein anderes Organ, bewegt es mit, vielleicht sogar allmählich ausschließlich, verliert ganz die Gestalt der ursprünglichen Kiemenmuskel und wird irgend ein Skelettmuskel.

Eventuell bleibt bei dieser Veränderung der ursprüngliche Ansatzpunkt an einem Kiemenbogen zwar erhalten, aber dieser Kiemenbogen verändert seine Gestalt, verliert seine Gliederung, verschiebt allmählich seine Lagerung und endigt damit, zu einem Skelettstück zu werden, das kaum mehr die Anzeichen der ursprünglichen Dignität als Kiemenknorpel aufweist.

Es ist nun aber auch möglich, dass statt der bis an die Ectodermwandung reichenden Entoderm*aus*stülpung vielmehr eine Ectoderm*ein*stülpung erfolgt, dass die gewöhnlich mit Entodermepithel überdeckten Kiemengefäße sich mit Ectodermepithel bedecken, — — der Process, den wir bei den Amphibienkiemen vor uns haben. Diesen Gebilden könnte nun Ähnliches widerfahren, wie den außer Cours gesetzten Entodermkiemen, sobald das Entoderm ihnen nicht mehr entgegen wüchse und mit ihnen verschmölze; sie könnten von dem Ectoderm abgeschnürt werden und als abgeschnürte folliculäre Drüsenbildungen fungiren; sie könnten die Kiemenblättchenstructur zwar beibehalten, aber die Blutgefäße könnten sich vermindern und statt dessen auf ihren zahlreichen und zarten Häuten Nervenendigungen sich häufen, die Ectodermeinstülpung könnte als abgeschnürte Blase da liegen, ohne irgend welche andere als passive Function des bloßen Ernährtwerdens, — kurz, eine Unzahl von Varianten ließe sich erdenken, in welche sich eine außer Cours gesetzte Kieme umwandeln könnte.

Ist nämlich einmal eine oder mehrere der zahlreichen Kiemen am

Wirbelthierkörper entbehrlich geworden, so hängt es von den umliegenden Organen ab, zu welcher activen oder passiven Hilfsfunction eines anderen Organes sie im Ganzen oder zum Theil verwandt werden soll, falls nicht schon während ihres Bestehens durch Verschiebung der Quantitätsverhältnisse ihrer Componenten an ihr selbst unabhängig von anderen Organen ein Functionswechsel eintritt. Dass solches außer Cours Setzen stattfindet, ist männiglich bekannt: sehen wir es doch noch auf das deutlichste an denjenigen Fischen, welche von Hause aus, nach Art der Notidaniden, mit 6—7 wirklichen Kiemen ausgestattet sind, während die übrigen Selachier nur fünf besitzen. Die nicht mehr zur vollen Ausbildung gelangenden werden, wie Van Bemmelen gezeigt hat, als follikelbildende abgeschnürte Epithelinseln bei einigen Selachiern weiter geführt. Es wird interessant sein, bei möglichst vielen Arten zu verfolgen, was aus diesen rudimentären Kiemen wird, — bei welcher Gelegenheit ich auch in Erinnerung bringen will, dass ich schon in der I. Studie (Mitth. a. d. Zool. Station 1881, p. 262 Anm.) darauf hinwies, auch bei einigen Knochenfischen kämen im Embryo sieben Kiemenspalten zur Anlage. Die Umwandlungsproducte der Wirbelthierkiemen spielen eine so mächtige Rolle in der Geschichte des Wirbelthierkörpers, dass jede noch so unbedeutende Variante ein Interesse gewinnt, das weit über den individuellen Fall hinausgeht: ganz abgesehen von den bereits gegebenen Instanzen und den weiter unten zu erörternden Hypothesen wird dies ganz besonders klar werden bei der Darstellung der Pseudobranchie in der nächsten Studie.

Es ist nun aber ersichtlich, dass Kiemenspalten und Kiemenbildungen, die von Hause aus vor dem jetzigen Munde gelegen haben, wenig Aussicht hatten, ihren Zusammenhang mit dem Entoderm zu behalten. So lange ein anderer Mund[1] statt des jetzigen fungirte, passirten

[1] Die Vexata quaestio, wo derselbe gesessen habe, will ich zunächst auf sich beruhen lassen; aber ich möchte doch diese Gelegenheit benutzen, um ein Missverständnis meines Freundes Mr. J. T. Cunningham aufzuklären, das sich in einem Aufsatze, betitelt: »The significance of Kupffer's vesicle, with remarks on other questions of vertebrate Morphology« (Quart. Journ. of Micr. Science 1885, p. 8) findet. Mr. Cunningham erklärt sich darin für einen überzeugten Anhänger der von mir aufgestellten Hypothese bezüglich der Wirbelthierphylogenie und sagt: »*Mr. Sedgwick and his school have not embraced this theory; yet one point in Mr. Sedgwick's paper published in this Journal, 1884 January, will, in my opinion, do a very great deal towards completing the Dohrnian hypothesis. The point I refer to is the stress laid on the fact that the primitive ancestor of the Vertebrates had a central nervous system which had not separated from the epiblast in which it was developed. As Mr. Sedgwick points out, the nervous system in the living Vertebrates is continuous with the epiblast, and in this respect the Vertebrate is on a par with the Coelenterate*

freilich die aufgenommenen Speisen durch einen Abschnitt des Entoderms, der wohl noch vor dem jetzigen gelegen haben mag: als aber dieser Mund verstrich und durch verschmolzene Kiemenspalten ersetzt ward, die nicht die vordersten waren, ward es begreiflich, dass die

---

and the Echinoderm. It follows, then, that the limiting surface of the neural canal in Vertebrates is part of the original surface of the body. Now, there is one fact in the organization of a worm which requires to be taken most seriously into account in forming an idea of its transformation into a Vertebrate. This fact is the perioesophageal nerve-collar. We may suppose — we must suppose — that, although in the worm-like ancestor of the Vertebrate the nerve-cords diverged to enclose the mouth, and met again in front of it just as they do in a modern annelid. In the Vertebrate, then, we must find a rudiment of the original mouth within the neural canal. I believe, I have hit upon this rudiment: it is the infundibulum of the brain« und weiter p. 10 *»all former attempts to find the original mouth ended in placing its external opening on the actual dorsal surface, instead of on the floor of the anterior cerebral vesicle.«*

Mr. Cunningham übersieht offenbar, dass, wenn der ursprüngliche Mund wirklich das Centralnervensystem an irgend einer Stelle durchbrach, er eben beide Wandungen, die äußere wie die innere, durchbrach. Natürlich musste er doch den Darm mit der Außenwelt in Communication bringen. Wer also sagte, der Mund öffnete sich durch die Epiphysis oder im vierten Ventrikel, behauptete dadurch zu gleicher Zeit, dass die gegenüber liegende innere Wandung des Medullarrohres gleichfalls durchbrochen war. Was mich persönlich anlangt, so hieße es Eulen nach Athen, oder, um mich Mr. Cunningham zu nähern, coals to Newcastle bringen, wollte ich darüber noch ein Wort verlieren, da ich es ja gerade war, der den Ausgangspunkt des ganzen Problems in die Frage nach dem verloren gegangenen Schlundring verlegte (Urspr. d. Wirbelth. p. 2). Dass ich dabei auch des Infundibulum gedachte, ist selbstverständlich, — — aber ich ließ diese Hypothese wieder fallen, wie so manche andere, und würde sogar Andern den Rath geben, die Stelle, wo der alte Mund gesessen hat, erst dann zu bestimmen, wenn die Reduction des ganzen Wirbelthierkopfes auf einfachere, segmentirte Thiere, — gleichgültig ob Anneliden im heutigen Sinne, oder Anneliden ausgestorbener Gruppen — wirklich gelungen ist. Mit Rathen ist da nichts mehr zu machen, — nur durch systematische Analyse der ganzen Kopfstructur ist dahin zu gelangen, das Problem zu lösen und die Lösung zwingend zu gestalten.

Was dann die Mr. Sedgwick zugeschriebene Leistung angeht, so erleiden die Verdienste desselben gewiss keine Schmälerung, wenn ich betone, dass schon viel früher der Umstand hervorgehoben ward, der Centralcanal des Medullarrohres sei eigentlich ursprünglich Oberfläche des Körpers; einmal lag das sehr nahe (vgl. VI. Studie p. 177), dann aber ist es schon sehr bestimmt von Balfour (Comp. Embr. II. p. 262 u. p. 419) mit einigen dazu gehörigen Folgerungen ausgesprochen. Ob, wie Sedgwick und vor ihm schon Balfour zu glauben scheinen, bei den Vorfahren der Wirbelthiere das Centralnervensystem nicht von der Epidermis getrennt war, ist eine Frage, die nicht ohne Weiteres durch den jetzigen Process der Embryonalentwicklung als beantwortet und bewiesen angesehen werden kann. Die Frage ist eine offene und bietet im gegenwärtigen Zustande schwerlich Anhaltspunkte zu phylogenetischen Verknüpfungen, wie Mr. Sedgwick sie versucht hat.

entodermalen Elemente dieser letzteren je länger je weniger reproducirt wurden. Ob die vielleicht immer kürzer werdenden Entodermausstülpungen dieser vermutheten praeoralen Kiemenspalten durch um so länger und tiefer werdende ectodermale Einstülpungen ersetzt wurden, steht dahin, — wie wir uns denn überhaupt hier auf durchaus hypothetischem Boden bewegen, — man möchte es freilich für wahrscheinlich halten im Hinblick auf die Stomodaeumeinstülpung, die Hypophysis, die Nasengruben und eine andere weiter unten zu besprechende Bildung.

Es ist daher begreiflich, wenn entodermale Abschnitte unter den supponirten Rudimenten praeoraler Kiemen nicht mehr angetroffen werden. Von den ectodermalen habe ich eben gesprochen; ihnen war das Feld um so freier gelassen, je mehr das Entoderm zurückwich und den Platz nicht occupirte. Am ungenirtesten konnten sich aber all' diejenigen Bildungen und Elemente sich rückbildender oder einen Functionswechsel erleidender Kiemen betragen, die mesodermatischer Natur waren: Gefäße, Muskeln, Bindegewebe und Skeletttheile, — und ich glaube nachweisen zu können, dass sie sich ihrer Freiheit reichlich bedient haben.

So haben denn in erster Linie Muskeln praeoraler Kiemen statt zu Grunde zu gehen, neue Functionen aufgenommen und sind Augenmuskeln geworden, und so erklärt sich der sonst räthselhafte Umstand, dass die Augenmuskeln, eben so wie alle Kiemenmuskeln aus Kopfhöhlen hervorgehen.

Wie kann es nun aber geschehen sein, dass Kiemenmuskeln zu Augenmuskeln werden? Welche Functionsfolge muss da stattgefunden haben, um zwei so disparate Verwendungen derselben Musculatur hervorzubringen?

Mit dieser Frage nähern wir uns dem eigentlichen Geheimnis der Phylogenese des Auges. Wie konnten Muskeln ventraler Provenienz auf die dorsale Fläche des Auges gerathen? Wie konnten diese Muskeln von drei verschiedenen Nerven innervirt werden, deren Ursprungsstellen so weit aus einander liegen, wie die des Oculomotorius, Trochlearis und Abducens?

In der VI. Studie habe ich schon betont, dass die Annahme unvermeidlich sei, der Centralcanal des Medullarrohres sei durch die Einschließung eines Stückes der ursprünglichen Körperoberfläche zu Stande gekommen. Darauf deutet von vorn herein seine embryonale Entwicklung, und die Composition der unpaaren dorsalen Flosse. Wie vorher erwähnt worden, theilt auch Balfour diese Anschauung, wenn

auch ohne die Natur der unpaaren Flosse dafür zu verwerthen. War aber ursprünglich das Medullarrohr kein Rohr, sondern eine offene Platte, so muss auch das ganze Gehirn einmal eine ähnlich offene, nur sehr viel breitere Platte gewesen sein, und dem zufolge muss auch der Theil, als dessen kuglige Ausstülpung die primären Augenblasen und der rohrartige Opticus hervorgehen, einmal eine offene, mehr oder weniger concav gestaltete Platte vorgestellt haben. Balfour hat dieselben Anschauungen in der von mir oben citirten Stelle dargelegt, um zu rechtfertigen, wie es komme, dass im gegenwärtigen Auge der Wirbelthiere die Stäbchen- und Zapfenschicht dem Innenraum des Auges abgewandt sei. Ich theile durchaus seine Auffassung und nehme gleichfalls an, dass bei den Vorfahren der Fische eine cuticulare Linse an derjenigen Stelle befindlich gewesen sei, welche jetzt den Hohlraum der primären Augenblase bildet, — wodurch das Wirbelthierauge durchaus auf den Typus des Auges vieler Wirbellosen zurückgeführt werden kann. Wahrscheinlich besaß dasselbe zu dieser Zeit weder besondere Augenmuskeln, noch die complicirten Gefäßbeziehungen, deren Zustandekommen wir später erörtern werden.

Die große Revolution der Verlegung der Mundöffnung auf den damaligen Rücken, jetzigen Bauch der Wirbelthiere ist es wahrscheinlich gewesen, die auch eine gewaltige Umformung der Augenstructur zuwege brachte. Die Einzelheiten solcher supponirten Umwandlungen im Detail zu beschreiben, ist natürlich eine missliche Sache, allein man kann sich wohl vorstellen, dass die Stellung der Augen eines Thieres eine Umwandlung erfahren muss je nach der Lagerung des Körpers bei der Bewegung und bei der Nahrungsaufnahme, und dass auch mittelbare Einflüsse durch Veränderung der gesammten Configuration des Kopfes bei der Verlegung der Mundöffnung zu einer Veränderung der Stellung der Augen beitragen. Das Auge gerieth jedenfalls näher an die neu geformte Mundöffnung heran, als es früher der Fall gewesen, und dadurch auch in die Nähe der Kiemenspalten, welche um den entstandenen oder entstehenden neuen Mund gruppirt waren.

Es muss nun angenommen werden, dass eine oder mehrere dieser Kiemenspalten so gelegen waren, dass die Lichtstrahlen durch sie hindurch das Auge trafen, aber von einer Seite, die der noch in Function stehenden cuticularen Linie entgegengesetzt war. Diese Kiemenspalte hatte wahrscheinlich schon ihren entodermalen Abschnitt verloren, ihren ectodermalen aber um so mehr vertieft, — die Gefäße befanden sich wahrscheinlich noch im gewohnten Zusammenhang mit der Einstülpung, die letztere aber verharrte als blinder Sack, dessen Wandung indessen

wie die aller Kiemenspalten zarter und darum für Lichtstrahlen durchlässiger waren, als die umliegenden Theile der Epidermis. Je breiter die Öffnung dieser Kiemenspalte war, um so sicherer drang Licht durch ihre Seitenwände und vor Allem durch ihren Boden in die Nähe des Auges, und musste die nächstliegenden Theile der Retina um so mehr afficiren, als wahrscheinlich das Pigment an der entgegengesetzten Seite befindlich war.

Die von anderer Seite gemachte Hypothese, dass es sich bei den Vorfahren der Wirbelthiere, an denen sich die Umwandlung des Auges vollzog, um durchsichtige Geschöpfe gehandelt habe, scheint mir nicht erforderlich, — und auch nicht wahrscheinlich. Ich kann nicht glauben, dass die Vorfahren der Wirbelthiere, von denen wir hier sprechen, absonderlich kleine Geschöpfe gewesen wären, — während die uns bekannten durchsichtigen Meeresthiere fast durchgehends klein sind. Es ist auch begreiflich, dass große Thiere der Durchsichtigkeit entrathen können; sie tritt offenbar nur als eine Art Schutzorganisation auf, um ihre Besitzer vor der Entdeckung durch mächtigere Feinde so lange als möglich zu bewahren. Größere Thiere aber suchen ihre Vertheidigung anders einzurichten, — wie wir denn auch heute keinen einzigen durchsichtigen Fisch kennen, außer den Leptocephaliden, die höchst wahrscheinlich nur Larvenformen von Muraenoiden oder anderer Aal-Arten vorstellen.

Als Postulat steht auch bei Erwägung aller oben hervorgehobenen Umstände nur das eine fest: eine umschriebene Stelle zwischen Mund und Auge so durchsichtig werden zu lassen, dass eine neue, localisirte Einwirkung von Lichtstrahlen das Auge treffen konnte.

Nehmen wir nun an, dass der Boden der vermutheten Ectoderm-Kiemeneinstülpung zugleich durchsichtiger und gewölbter ward, so haben wir den Anfangspunkt eines neuen brechenden Mediums, — und für eine solche umgestaltete Ectoderm-Kiemeneinstülpung halte ich die heutige Linse des Wirbelthierauges.

Es ist keinen Augenblick zu leugnen, dass auch eine einfache Aufhellung irgend einer der Peripherie des Auges nächstliegenden Ectodermpartie zur Bildung einer Linse hätte führen können, aber es würde dann sehr viel wahrscheinlicher gewesen sein, dass sie zu einer cuticularen Bildung geführt oder wenigstens eine concentrische Anhäufung von Zellen gebildet hätte, deren Structur eine wesentlich andere hätte werden müssen, als die der heutigen Linse, deren Entwicklung und histologische Bildung sehr merkwürdig ist.

Es kommen aber zur Unterstützung der Hypothese, dass die heu-

tige Linse des Wirbelthierauges eine ehemalige Kiemeneinstülpung sei, außer den bereits erörterten Beziehungen der Augenmuskeln zu ehemaligen Kiemen noch weitere wichtige Umstände in Betracht, auf die ich freilich an dieser Stelle nur hinweisen kann, da ich mir ihre genauere Erörterung für später vorbehalte.

Einer der wichtigsten derselben besteht in den Beziehungen der Gefäße des Auges zur Linse, zu dem Zwischenraume zwischen Linse und Retina und zur Retina selbst.

Ganz eben so wunderbar, wie die Herkunft der Augenmuskeln aus Theilen der Kopfhöhlen, die serial homolog mit den Kiemenmuskeln sind, ist die Herkunft der Gefäße des Auges.

Durch den schon früher citirten Aufsatz Johannes Müller's in seinen Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Myxinoiden »Über das Gefäßsystem« sind zum ersten Male die Beziehungen aufgedeckt worden, welche zwischen den Augengefäßen und der Pseudobranchie so wie zwischen ersteren und dem Circulus cephalicus obwalten, und es ist gezeigt worden, dass die Vene der Pseudobranchie bei den Knochenfischen direct in das Wundernetz der Chorioidealdrüse eingeht. Im Zusammenhang mit meiner Gesammtauffassung der Organogenese des Auges habe ich diese Verbindung als einen Fingerzeig genommen, dass in der Chorioidealdrüse der Rest einer früheren Kieme zu erkennen sei, die aber, ihrer entodermalen und ectodermalen Componenten beraubt, nur noch als Wundernetz von ihrer ehemaligen Bestimmung Zeugnis ablegt. Es ist zwar gegen die Angaben Joh. Müller's seitens Hyrtl's und Demme's eingewendet worden, dass nicht das Blut der Nebenkieme zum Auge resp. zur Chorioidealdrüse flösse, sondern umgekehrt, — allein diese Correctur ist irrthümlich, der Blutlauf in der Nebenkieme ist durchaus der von Joh. Müller festgestellte, wie sich an lebenden jungen Teleostiern direct beobachten lässt und ausführlicher in der nächsten Studie dargestellt werden soll.

Einen zweiten, noch wichtigeren Fingerzeig für Kiemenbildungen am und im Auge erblicke ich in den Beziehungen der Arteria ophthalmica oder A. centralis retinae. Die Natur der Carotiden als unmittelbarer Fortsetzungen von Kiemenvenen ist bekannt, aber von keiner Seite ist bisher der Versuch gemacht worden, die merkwürdigen, scheinbar regellosen Verbreitungsbezirke dieser großen Gefäßstämme zum Thema phylogenetischer Betrachtungen zu machen. Als ich einmal Balfour auf die Bedeutung der Carotiden zur Entzifferung der Urgeschichte des Kopfes aufmerksam machte, erwiederte er mir: die Gefäße seien ein zu schwankender Factor, die Varietäten zu zahlreich, als dass

sich aus ihnen irgend etwas Beträchtliches lernen ließe. Da ich ziemlich entgegengesetzter Meinung bin, so gedenke ich in späteren Studien mich sehr eingehend mit diesem Gefäßverlauf zu beschäftigen; aber schon die bisher veröffentlichten Studien werden den Beweis geliefert haben, von welcher Bedeutung und Tragweite die Argumente sind, die aus dem Gefäßverlauf gewonnen wurden. Die große Schwierigkeit der Aufgabe ist keinen Augenblick zu verkennen, aber mit Hilfe einer neuen und fruchtbaren Grundhypothese wird man sich auch in diesem scheinbar unentwirrbaren Labyrinthe zurechtfinden können.

Die Bedeutung aber, welche die A. centralis retinae oder A. ophthalmica für die Frage nach der Kiemenspaltennatur der Linse gewinnt, liegt in dem Umstande, dass sie selbst wahrscheinlich die Kiemenarterie ist, welche der ehemaligen Linsenkieme das Blut zuführte, und dass die merkwürdigen Gefäßbahnen der Campanula Halleri, der Kamm des Reptilien- und Vogelauges, ferner die embryonalen Linsengefäße des Säugethierauges und eine Reihe bisher weniger beachteter Bildungen im Auge der Selachier und Teleostier die letzten Spuren dieser Kiemengefäße sind. Es hat etwas für mich besonders Erfreuliches, auch an dieser Stelle desjenigen Mannes Worte citiren zu dürfen, der mehr als irgend ein Anderer dazu gethan hat, die Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit mächtiger und genialer Hand in die Bahnen zu führen, in denen sie fähig ward, die befruchtenden Gedanken der Descendenztheorie zur Lösung vieler, zur Aufstellung aber noch viel zahlreicherer Probleme zu verwenden. In der oben citirten Arbeit sagt Johannes Müller (p. 260):

»*Der Kamm der Vögel gehört nicht in die Kategorie der Wundernetze und bleibt so räthselhaft wie er bisher war. Wenn man, wie der Verfasser, längere Zeit mit den Anschauungen des so constanten Verhältnisses der Nebenkiemen zum Auge der Fische beschäftigt war, so bedarf es nur einer auch zufällig eingetretenen Vorstellung vom Vogelauge und Kamm desselben, dass auch sogleich die Einbildungskraft die Analogie beider Organe behauptet, und es liegt bei dem fächrigen Aussehen beider Organe ganz nahe, den Pecten für die im Auge selbst gelegene Nebenkieme des Vogelauges, die Nebenkieme für den außer dem Auge gelegenen Pecten zu halten. Die verborgenen Nebenkiemen des Karpfen und der Karausche haben auf den ersten Blick die auffallendste Ähnlichkeit mit dem Kamm des Vogelauges. Aber der Kamm ist kein Wundernetz. Die Analogie mit der Form der Nebenkieme verliert sich schon bei näherer Untersuchung der Structur. Die Nebenkieme besteht aus Federn mit getrennten Gefäßsystemen und die Federn sind, wie*

dicht sie auch zusammenliegen, selbständige Bildungen. Der Kamm hingegen ist ein einfaches häutiges Gebilde, welches nur regelmäßig wie eine Krause in Falten gelegt ist u. s. w.«

Unzweifelhaft ist die Structur des Pecten nicht ausreichend, um auf sie gestützt ihn ohne Weiteres für eine Kieme zu erklären. Ähnliche Structuren lassen sich nachweisen, — Joh. Müller selbst betont die Ähnlichkeit gewisser Theile der Plexus chorioidei des Gehirns, besonders des vierten Ventrikels bei Seeschildkröten, — ohne dass ihre Rückführung auf ursprüngliche Kiemen zunächst die geringste Wahrscheinlichkeit böte. Aber die hier erörterten Beziehungen des Auges zu den Kopfhöhlen, zu den Kiemengefäßen, die ganze grundlegende Hypothese, von der hier ausgegangen wird, geben Anlass, nicht bei einem bloßen Versuch der Einbildungskraft stehen zu bleiben, sondern die Analyse weiter zu treiben. Von seinem damaligen Standpunkt aus erklärte Joh. Müller auch die Pseudobranchien der Teleostier für etwas von den wirklichen Kiemen völlig Heterogenes (l. c. p. 225), — allein in nahezu fünfzig Jahren haben sich unsere Vorstellungen beträchtlich verändert, und Joh. Müller würde vielleicht heute der Hypothese freudig beistimmen, im Pecten des Vogelauges ein Rudiment einer früheren Kieme zu erblicken.

Wie der Pecten bis heute ein unerklärbares Organ geblieben ist, — denn die allgemeine Wendung, er sorge für die Ernährung des Augeninneren etc., ist wohl für Niemand befriedigend, zumal viele Augen ohne Pecten bestehen, und seine auffallende Structur in keinerlei Beziehung mit bloßen Ernährungsfunctionen gebracht werden kann, — so ist es auch unerklärbar, wesshalb in gewisser Periode des fötalen Lebens die Linse der Säugethierembryonen mit den bekannten reich verästelten Blutgefäßen umsponnen wird. Zwar sagt Kölliker (Entw.-Gesch. d. Menschen u. d. höh. Thiere, II. Aufl. p. 653):

»*Die physiologische Bedeutung der gefäßreichen Umhüllung der Linse anlangend, so unterliegt es mir keinem Zweifel, dass dieselbe als eigentliches Ernährungsorgan der Linse anzusehen ist. Es gilt als allgemeine Regel für die höheren Geschöpfe, dass wachsende Theile mehr Blutgefäße besitzen, als fertige Theile. — So sehen wir, dass auch die ihrer Natur nach als Epidermisgebilde nothwendig gefäßlose Linse behufs ihres Wachsthums eine große Menge von Blutgefäßen erhält, die dann später, wenn das Organ eine gewisse Entwicklung erreicht hat und sein rasches Wachsthum aufhört, wieder vergehen.*«

Ich meinerseits glaube aber kaum, dass damit die Frage nach der Herkunft, der merkwürdigen Gestaltung und dem frühzeitigen Vergehen

der Linsengefäße beantwortet sei. Wenn die Linsen der übrigen Wirbelthiere ohne diese sog. Gefäßkapsel entstehen und wachsen können, so wird das wohl auch für die Säugethierlinse möglich gewesen sein, — und was die vermeintliche allgemeine Regel für die höheren Geschöpfe betrifft, dass wachsende Theile mehr Blutgefäße besitzen, als fertige, so darf sie wohl auch nicht auf allzu harte Proben gestellt werden. In der nur noch embryonal geschehenden Entwicklung und Ausbreitung eines reichen Gefäßnetzes der Linse aber eine weitere Instanz für die ursprüngliche Kiemenspaltennatur der letzteren zu sehen, wird nach den obigen Auseinandersetzungen um so mehr erlaubt sein, als ihr rasches, noch im Embryo geschehendes Zugrundegehen für ihre Natur als rudimentäre Bildungen spricht.

Ob die Gefäße der Chorioidea selber auch für umgewandelte Kiemengefäße zu halten sind, will ich nicht weiter erörtern: wird es doch immer eine Aufgabe der schwierigsten Natur bleiben, die Reduction des Auges in seine ursprünglichen Componenten bis in alle Einzelheiten durchzuführen. Hier will ich mich damit begnügen, die Möglichkeit angedeutet zu haben, in zwei differenten Bildungen, der Chorioidealdrüse und dem Pecten resp. den embryonalen Linsengefäßen Blutgefäßcomplexe zu erblicken, welche auf zwei getrennte, in den Functionskreis des Auges gezogene Kiemen deuten. Ob diese Kiemen freilich in directen Beziehungen zu einigen oder allen jetzigen Augenmuskeln gestanden haben, wird gleichfalls zweifelhaft bleiben müssen, und wo die eventuelle dritte Kieme geblieben ist, auf welche die drei Nerven, Oculomotorius, Trochlearis und Abducens eben so deuten, wie die Antheilnahme dreier Kopfhöhlen an der Ausbildung der Augenmusculatur, bin ich außer Stande zu sagen.

Wir nahen uns ja überhaupt erst von Weitem der wirklichen Lösung des vielumworbenen Problems der Morphogenese des Wirbelthierkopfes, — und wie entfernt wir von demselben bisher gewesen, das wird noch klarer werden, wenn ich von dem hier entwickelten Standpunkte aus noch einige weitere Streifzüge in das streitige Problemgebiet unternehme.

Mit der Feststellung der ventralen Natur der Augenmuskeln ist nicht bloß ein bestimmter Anhaltspunkt für den Zusammenhang des Auges mit Kiemenelementen gegeben, sondern auch die Basis für eine neue Betrachtung einer anderen Reihe morphologischer Probleme.

In der VI. Studie sagte ich (p. 168): »*Der Schwanz der Wirbelthiere repräsentirt heut zu Tage vorwiegend dorsale Theile seiner ursprünglichen Composition, nur die Caudalvene ist ein Überrest des alten Bauch-*

theiles. Umgekehrt darf man sagen: der Kopf der Wirbelthiere repräsentirt vorwiegend ventrale Theile seiner ursprünglichen Zusammensetzung, nur das Gehirn und Rückenmark ist vom Rückentheile übrig geblieben.«

Diese Äußerung wird manchem Leser räthselhaft geblieben sein. Ich will mich jetzt etwas deutlicher ausdrücken.

Durch die Beweisführung, welche ich in jener Studie unternahm, dass die Kiemenbogen nicht homodynam mit Rippen oder sog. unteren Bogen seien, lieferte ich zugleich sehr starke Einwürfe gegen die noch geltende Doctrin von der Zusammensetzung des sog. Primordialcraniums. Wer die etwas weitläufigen und nicht entsprechend durchsichtigen Darlegungen Gegenbaur's im »Kopfskelett der Selachier« p. 250—305 gelesen hat, wird sich erinnern, welche Mühe der Verfasser sich giebt, Wirbelabschnitte im Primordialcranium herauszurechnen, bald mittels der Visceralbogen, bald durch die cranialen Nerven. Wie beschaffen aber diese segmentalen Abschnitte gedacht werden, erfährt man nicht mit der wünschenswerthen Genauigkeit. Es werden besonders die Labyrinth-, Orbital- und Ethmoidalregionen als Störer eines harmonischeren, die ursprüngliche Metamerenstructur bewahrenden Verhältnisses des Craniums namhaft gemacht. Leider geht wiederum aus den bezüglichen Darlegungen nicht mit hinreichender Anschaulichkeit hervor, in welchen Wirkungen diese störenden Einflüsse wesentlich gefunden werden, — immerhin aber glaube ich kaum, dass sie mit Processen in Zusammenhang gedacht wurden, wie die hier angenommenen, die somit als neu und fremdartig erscheinen müssen und vielleicht darum keinen leichten Eingang finden werden. Diese Processe hängen aber unmittelbar mit der oben geäußerten Hypothese über Auge, Hypophysis, Ohr etc. zusammen, und darum will ich sie kurz erwähnen.

Wenn so und so viel praeorale Kiemen als in die Composition des Kopfes aufgegangen anzunehmen, besonders aber, wenn ihre Muskeln noch nachweisbar sind, so ist die Frage sehr natürlich, was denn aus den entsprechenden Skelettstücken geworden sei, die zu ihrer Anheftung dienten. Und diese Frage complicirt sich noch durch die Erwägung der Möglichkeit, dass von den verschiedenen Elementen, welche zur normalen Constitution einer Wirbelthierkieme gehören, alle übrigen mit Ausnahme des Skelettstückes zu Grunde gegangen seien, so dass man die Frage aufwerfen kann, ob nicht solche Skelettstücke noch erhalten sind, denen weder Nerv noch Muskel, noch Blutgefäße mehr entsprechen?

Diese Fragen sind darum sehr wichtig, weil die Entwicklungs-

geschichte lehrt, dass die Knorpel des Visceralskelettes eher entstehen, als die Wirbelanlagen und viel eher als die Rippen, letztere beiden Skelettelemente aber durchaus im Anschluss an die sich weiter ausbildende Rumpf- oder Urwirbelmusculatur des Körpers. Ich habe oben wiederholt darauf bestanden, dass am Kopf keine Theile der Urwirbelmusculatur oralwärts von den kleinen Muskelgruppen des M. subspinalis gefunden werden, — die Verhältnisse der Cyclostomen erfordern gesonderte Betrachtung und Erklärung — es liegt also nahe zu fragen: haben solche Urwirbelabtheilungen am Schädel nie bestanden, oder sind sie nur allmählich verdrängt und gänzlich, auch in der embryonalen Entwicklung, unterdrückt worden? Und wenn Ersteres: wie verhielt sich die Skelettbildung dazu? Wenn Letzteres: gingen die entsprechenden Wirbelkörper oder Rippen auch zu Grunde, oder wurden sie niemals angelegt?

Dies sind Fragen von hoher Bedeutung. Wenn, wie ich nachzuweisen gesucht habe, keine Spur von Urwirbelbildung mehr am Kopfe gefunden wird, dagegen aber die scheinbar dorsalen Augenmuskeln Kiemenmuskeln waren, so liegt es sehr nahe, auch die knorpeligen Theile, an welche sie sich ansetzen, als dauernd mit ihnen im Zusammenhang geblieben anzusehen, also in ihnen, was sie auch jetzt sein mögen und welche Namen ihnen als Theile des Primordialcraniums auch zuertheilt sein mögen, doch umgewandelte Visceralbogen zu erblicken; ihre ursprüngliche embryonale Entwicklung scheint sogar eine solche Auffassung sehr zu begünstigen. Freilich muss man dabei im Sinne behalten, dass sie wesentliche Lagen- und Gestaltveränderungen durchgemacht haben, — aber wenn man bedenkt, dass die Kiefer, das Spiraculare, das Hyomandibulare auch einstens Kiemenknorpel waren und doch so beträchtliche Gestalts- und Lageveränderungen vorgenommen haben, so wird man in der gekrümmten Gestalt, der flächenhaften Ausbreitung, der zackigen Conformation der Trabeculae, Parachordalia, der Labyrinth-, Orbital- und Ethmoidalknorpel, seien sie auch später alle zu einem Continuum verwachsen, keinen Anstoß finden dürfen für die Auffassung, dass sie alle einstens Visceralbogen waren, Stützpunkte für Kiemenmuskeln abgaben und als solche rein ventraler Natur waren. Da diese ganze Auseinandersetzung nur die Darlegung einer Hypothese in ihren Grundzügen zu sein beansprucht, so gehe ich an dieser Stelle nicht näher darauf ein, welche Theile des sog. Primordialcraniums hier speciell in Frage kommen: ich will nur darauf hinweisen, dass, wenn einmal die eigentliche Körpermusculatur am Kopfe zu Grunde gegangen ist, es nicht unerlaubt scheint, die Ver-

muthung zu hegen, dass auch die Skelettcomposition des Kopfes beeinflusst worden ist durch ein Schwinden dorsaler Theile und eine Ausbreitung ventraler.

In der 2. Auflage seines »Grundrisses d. vergl. Anatomie« (1878) sagt Gegenbaur p. 470:

»*Die Untersuchung der Primordialcranien niederer Wirbelthiere, besonders mit Bezugnahme auf die aus dem Cranium tretenden Nerven, lehrt, dass am Kopfskelett allerdings noch Spuren einer ursprünglichen Zusammensetzung aus den Wirbeln homodynamen Metameren erkennbar sind.*«

»*Diese Auffassung gründet sich vorzüglich auf folgende Verhältnisse:*

1) Es ist nachweisbar, dass die Bogen des Kiemenskelettes dem Cranium angehörige untere Bogenbildungen vorstellen.«

In der VI. Studie habe ich Argumente beigebracht, welche diesen Satz entkräften.

»*2) Zwischen den Kiemenbogen und den unteren Bogen der Wirbelsäule ist eine allgemeine Übereinstimmung zu erkennen, folglich wird*

3) das Cranium einem Abschnitte der Wirbelsäule vergleichbar sein, der mindestens eben so viele wirbelartige Abschnitte begreift als Kiemenbogen an ihm vorkommen.«

Die Prämisse ist, wie ich ebenfalls zu erweisen suchte, nicht richtig, somit fällt der Schluss in dieser Form weg.

»*4) Am Cranium selbst besteht eine Reihe von wichtigen Übereinstimmungen mit der Wirbelsäule.*

a. Die der Wirbelsäule zu Grunde liegende Chorda dorsalis durchsetzt das Cranium in denselben Verhältnissen wie an der Wirbelsäule.«

Diese Behauptung muss beanstandet werden. Ich glaube, es wird nicht schwer sein, nachzuweisen, dass die Skelettbildung um den vorderen Kopftheil der Chorda eine andere ist, als die der Wirbel.

»*b. Sämmtliche an diesem Abschnitte austretende Nerven verhalten sich homodynam mit Rückenmarksnerven.*«

Der Ausdruck »verhalten sich« scheint nicht glücklich gewählt: sie sind, meiner Meinung nach, homodynam mit Rückenmarksnerven, aber sie verhalten sich anders als diese, wie wir gleich näher erörtern werden.

»*c. Die Verschiedenheiten des Craniums von der Wirbelsäule sind als Anpassungen an gewisse außerhalb des Craniums entstandene Einrichtungen, somit als erworbene Zustände erklärbar.*

Sie lassen also einen Befund voraussetzen, in welchem das Cranium noch nicht jene Eigenthümlichkeiten besaß, somit noch nicht von der Wirbelsäule bedeutend verschieden war.«

Zugegeben, dass »erworbene Zustände« oder »Anpassungen« — wenn einmal dieser Ausdruck als terminus technicus dienen soll, obschon er zu viel und zu wenig sagt, — vorhanden sind, und dass ein ursprünglicher Befund vorausgesetzt werden muss, so ist damit doch nicht gesagt, dass dieser ursprüngliche Zustand nicht bedeutend von dem der Wirbelsäule verschieden gedacht werden könnte. Die Frage bleibt eine durchaus offene.

»*5) Die Differenzirung des Craniums erscheint dadurch aus der Concrescenz einer Summe von Wirbeln entstanden, wie solche Concrescenzen auch an der Wirbelsäule vorkommen. Modificationen des so continuirlich gewordenen Abschnittes ergaben sich durch theils direct von außen her, theils von innen her (durch die Entfaltung des Gehirns) wirkende umgestaltende Einflüsse.*«

Oben hieß es, »dass am Kopfskelette allerdings noch Spuren einer ursprünglichen Zusammensetzung aus den Wirbeln homodynamen Metameren erkennbar seien,« — hier heißt es »aus der Concrescenz einer Summe von Wirbeln entstanden, wie solche Concrescenzen auch an der Wirbelsäule vorkommen«. Das sind zwei recht verschiedene Dinge: mit der ersten Behauptung kann man allenfalls, die nöthigen Cautelen vorausgesetzt, einverstanden sein, die zweite aber muss als mindestens unwahrscheinlich bezeichnet werden.

»*6) Da nur an dem von der Chorda durchsetzten Abschnitte des Craniums das Verhalten der Nerven mit Rückenmarksnerven übereinstimmend nachgewiesen werden kann, ist nur dieser Abschnitt von Wirbeln ableitbar, und diesem gehört zugleich das Kiemenskelett an. Dieser Theil des Craniums ist somit als vertebraler von dem vorderen oder evertebralen zu sondern, der keine Beziehungen zu Wirbeln erkennen lässt, und wohl eine secundäre, aber vom vertebralen Abschnitte aus entstandene Bildung vorstellt.*

Es ergiebt sich schon aus allen obigen Betrachtungen, dass auch diese Anschauungen als nicht stichhaltig gelten können, und dass, — abgesehen von wirklichen Verschmelzungen mit vordersten Wirbeln, — kein vertebraler und darum auch kein evertebraler Abschnitt am Primordialcranium unterschieden werden kann.

»*Die Zahl der in das Cranium eingegangenen Wirbel ist bis jetzt in ihrem Minimum auf 9 bestimmbar. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass sie sogar noch viel beträchtlicher war. Mehrfache, auf eine statt-*

gefundene Rückbildung von Visceralbogen verweisende Thatsachen im Gebiete der Verbreitung wie der Ursprungsverhältnisse der Nerven bei Selachiern verweisen auf jene Annahme. Nicht minder steht hiermit das Verhalten von Amphioxus im Einklang, wonach eine beträchtliche Summe von Kiemenbogen fortbesteht. Der ganze, längs des Kiemengerüstes sich erstreckende Abschnitt des primitiven Rückgrates (Chorda sammt perichordalem Gewebe) würde also dem bei den Cranioten ins Cranium übergegangenen Abschnitte des Achsenskelettes homolog sein.«

Dass aus *Amphioxus* nichts oder nur sehr Weniges für die Beurtheilung der morphologischen Beziehungen der höheren Wirbelthiere gelernt werden kann, glaube ich in den beiden vorangehenden Studien ausreichend erwiesen zu haben, — was es dagegen mit den Verbreitungs- und Ursprungsverhältnissen der Nerven, — es wird hier wesentlich an den Vagus gedacht, — auf sich hat, das werden wir wohl noch im Einzelnen näher zu untersuchen haben und dabei vielleicht zu ähnlichen Resultaten, aber zu wesentlich verschiedener Begründung gelangen.

Es muss nämlich einleuchten, dass auch das peripherische Nervensystem nicht in seiner Integrität bestehen bleiben konnte, wenn so große Veränderungen eintraten, wie wir sie am Kopfe gegenüber dem Rumpfe anzunehmen uns gezwungen sahen. Freilich ist diese Betrachtung selten oder nie zur Anwendung gekommen in dem endlos langen Streit über die Natur der Hirnnerven. Die Maxime, in morphologische Untersuchungen nicht physiologische Gesichtspunkte zu mengen, hat vielleicht in keiner Frage so viel Hemmnisse für eine bessere Erkenntnis geschaffen, als in der Frage nach der Bedeutung der Hirnnerven. Auch auf diesem Gebiet bildet die bisherige vergl. Anatomie das Bild eines auf stürmischer See steuerlos herumgeschleuderten Schiffes. Bald ist es Zahl und Lage der Austrittsöffnungen am Schädel, die als Richtschnur für die Deutung genommen wird, bald die Vertheilung an Kiemenspalten oder ihre Homologa; dann wieder ist es die embryonale Entstehung in den verschiedenen Gruppen der Wirbelthiere, die Lagerung der embryonalen Nerven zu den Kopfhöhlen, die Vertheilung an Muskeln oder an Sinnesorgane, — kurz alle nur denkbaren Möglichkeiten sind erschöpft, — keine einzige Betrachtung aber erstreckt sich auf die Totalität aller einschlägigen Verhältnisse, die doch, da es sich um lebende Organismen handelt, allein zur Erkenntnis führen kann.

Man hat sich natürlich zunächst ein Schema construirt, wie ein Spinalnerv eigentlich auszusehen hat. Dabei ist man von den Spinalnerven des Rumpfes ausgegangen, unterscheidet die obere, ganglióse,

sensible, und die untere, nicht gangliöse, motorische Wurzel. Nach ihrer Vereinigung theilt sich der Nerv in zwei Hauptäste, ein Ramus dorsalis versorgt Musculatur und Haut des Rückens, ein Ramus ventralis begiebt sich an die Seitentheile und die Bauchwand des Körpers und sendet einen Ramus visceralis zu den Eingeweiden. Dieser letztere stellt die Verbindung des sog. sympathischen Nervensystems mit dem cerebrospinalen her. Mit dem Auftreten von Extremitäten erlangen die betreffenden Rami ventrales eine besondere Mächtigkeit, und es bilden sich die Geflechte des Plexus brachialis und lumbalis-sacralis. (Siehe Gegenbaur, Grundriss, 2. Aufl. p. 538.)

Dies das Schema, welches den meisten neueren Betrachtungen über die Homologien und Modificationen des peripherischen Nervensystems der Wirbelthiere zu Grunde gelegt wird.

Die erste ernsthafte Erschütterung dieses Schemas ward durch Balfour bewirkt, der in seinen Untersuchungen über die Selachierentwicklung das eigentliche Fundament zur genauen Erkenntnis des peripherischen Nervensystems legte. Dabei musste er begreiflicherweise auf die Schwierigkeiten aufmerksam werden, welche einer Homologisirung der Hirnnerven mit den Spinalnerven entgegentraten. Die Lösung, welche Balfour dem Problem zu geben gedachte, bestand in der Annahme, dass von Hause aus nur vermischte motorische und sensible Nerven bei den Vorfahren der Wirbelthiere bestanden hätten, dass die Hirnnerven in diesem Zustande verblieben, während die eigentlichen Spinalnerven ihre Trennung in motorische und sensible Wurzeln und Fasern durchgeführt hätten. Balfour stützte sich leider auf einen nur unvollkommen erkannten Thatbestand. Einmal glaubte er den Hirnnerven jegliche directe ventrale motorische Wurzel absprechen zu müssen, — die Anlage des Oculomotorius, Trochlearis und Abducens war ihm damaliger Zeit noch entgangen — und zweitens glaubte er wiederum auf den *Amphioxus*, diesen wahrhaft bösen Geist der Wirbelthiermorphologie, recurriren zu dürfen, bei dem er, wiederum freilich irrthümlicherweise, keine ventralen Wurzeln fand. Ihm trat zunächst Marshall entgegen mit der Aufstellung eines Theiles der Ursprungsverhältnisse der Augenmuskelnerven, in deren einem er ausschließlich ventrale Wurzeln wahrzunehmen glaubte: im N. abducens. Seine Argumentation wendete sich aber auch gegen die allgemeine Annahme, die Balfour machte, dass die Hirnnerven, als die viel complicirteren, eine primitivere Verfassung beibehalten haben sollten, als die Rückenmarknerven. Es entspann sich eine Debatte, die durch einen Specialfall noch verwickelter gemacht ward, weil es zweifelhaft wurde, ob

nicht der Oculomotorius ein bestimmtes Ganglion aufwiese und sich dadurch als dorsale Wurzel ergäbe. Ich gehe auf diesen Streit nicht weiter ein, habe aber schon oben p. 438 ausgesprochen, dass das G. ciliare unzweifelhaft dem Trigeminus zugehört und erst nachträglich, durch Anlagerung, mit dem Oculomotorius verschmilzt. Nach Marshall discutirte Van Wijhe in der so oft citirten Arbeit diese Probleme und glaubte seinerseits die vollkommenste Identität der Hirnnerven mit den Rückenmarksnerven nachweisen zu können, indem er zunächst den Kopf in 9 Mesodermsegmente theilte, wozu er sich durch seine Studien über die Entwicklung der Kopfhöhlen berechtigt glaubte, dann aber jedem Segmente seine ventralen und dorsalen Nervenwurzeln zuschrieb. Die von Van Wijhe am Schlusse seiner Abhandlung aufgestellte Tabelle ist ein neuer Beweis, wie leicht die Gruppirung verwickelter Beziehungen erscheint, wenn man sich irgend einem ordnenden Deus ex machina ergiebt, wie aber dieses Nebelbild sich verflüchtigt, sobald der betreffende Deus ex machina als unzulänglich sich erweist.

Jetzt sind wir nun, wie ich auf p. 435 hervorhob, dahin gelangt, die Hirnnerven oder wenigstens die hauptsächlichsten ganz aus der Kategorie der Spinalnerven entfernt zu sehen, so dass ihre Auffassung völlig in der Luft schwebt.

Diese Divergenzen sind der deutliche Ausdruck der Verlegenheit, in der die Vergl. Anatomie nach wie vor steckt gegenüber dem vielleicht unlösbaren Problem, den Wirbelthierkopf auf eine bestimmte Zahl von Rumpfsegmenten zu reduciren. Ich habe schon in dem Anhang zur VIII. Studie p. 84 geäußert, dass es mir gar nicht so zweifellos sei, eine solche Reduction überhaupt noch ausführen zu können, — immerhin aber erscheint mir der Weg zu einer Lösung wesentlich geebnet zu sein, wenn einmal zunächst die Sicherheit gewonnen ist, dass die allgemeinen morphologischen Verhältnisse am Kopfe durch den völligen Ausfall der Urwirbel und ihrer Derivate gegenüber dem Rumpfe eine gründliche Verschiedenheit erlangt haben.

Es ergiebt sich nämlich hieraus a priori, dass die Innervationsverhältnisse am Kopfe von denen am Rumpfe erheblich abweichen müssen. Jeder Nerv ist zunächst eine Verbindung zwischen dem Centralnervensystem einerseits und seinem Endorgan andererseits. Verkleinert sich das Endorgan oder fällt es völlig weg, so ist die nächste und natürlichste Folge von der Welt, dass der Nerv selbst rückgebildet wird, eventuell völlig in Wegfall kommt. Fragt man nun, welche Theile

der Spinalnerven die Urwirbelproducte innerviren, also die gesammte Musculatur der Rumpfsegmente mit ihren Derivaten, den Muskeln der paarigen und unpaaren Flossen, so zeigt sich, dass es der bei Weitem bedeutendste Theil der Spinalnerven ist, der hierzu verbraucht wird. Kommt dieser ganze Theil also zum Wegfall, so darf man sich nicht wundern, wenn der Vergleich zwischen Spinal- und Cranialnerven ein schwieriger wird. Bleiben nun dennoch so bedeutende Nerven am Kopfe bestehen, ja sind sie sogar bei Weitem die größten Nerven des ganzen Körpers, so müssen eben andere Organe innervirt werden, die eine so massige Entwicklung der Leitungsbahnen hervorgerufen haben. Es kann nun also sein, dass die Hirnnerven überhaupt nur dem Theil der Spinalnerven gleichzusetzen sind, der bei den Spinalnerven als Ramus visceralis zu den Eingeweiden gelangt, — dann ergiebt sich, dass alle Vergleiche mit den Spinalnerven *in toto* falsch waren, dass die Hirnnerven neue Entwicklungen gewonnen haben und als das theils Reducirtere, theils Complicirtere anzusehen sind. Es kann aber auch sein, dass die Spinalnerven eine Einbuße gerade am visceralen Theil erlitten haben und dass hieraus die Verschiedenheiten resultiren, die wir bemerken. Die Entscheidung kann also nicht aus dem Verlauf oder der Anlage der Nerven selbst gewonnen werden, sondern sie kann wiederum nur aus einer Lösung des Gesammtproblems der Wirbelthiermorphologie und Phylogenese folgen, — alle Versuche, nur nach einzelnen Kategorien, also in neuester Zeit nach der Kategorie der segmentalen Sinnesorgane zu entscheiden, müssen unbefriedigend bleiben, weil immer nur Theile, nicht das Ganze der influenzirenden Beziehungen gefunden werden.

Ich kann mich nicht vermessen wollen, in dieser Frage irgend ein abschließendes Wort zu sprechen, da ich weniger als irgend Jemand überzeugt bin, dass ein solches abschließendes Wort überhaupt gefunden werden könne. Aber eine Meinung habe ich mir gebildet und sehe keinen Grund, dieselbe nicht auszusprechen. Meine Auffassung geht dahin:

Die Hirnnerven haben diejenigen Leitungsbahnen verloren, welche die Urwirbel und deren Derivate innervirten; sie haben aber in Folge der außerordentlichen Vergrößerung und Complicationen der visceralen, i. e. ventralen Theile des Kopfes um so mehr gewonnen und sind durch die vielfachen Verschiebungen der bezüglichen Theile in ihrem Verlaufe sehr verwickelt geworden.

Die Spinalnerven ihrerseits haben am Rumpfe in ihren visceralen Verrichtungen Verschiedenes verändert (— auf welche Weise soll später dargestellt werden —), haben aber durch die Entwicklung der Körper- und Extremitätenmusculatur ihren Umfang im Allgemeinen nicht vermindert, und sind in gewissem Sinne weniger modificirt, als die Cranialnerven. Am Schwanz dagegen haben sie durch die Einbuße der gesammten Visceralpartien die stärksten Verluste erlitten und sind dort demgemäß am wenigsten complicirt.

Betrachtet man das Problem der peripherischen Nerven der Wirbelthiere in dieser Weise, so gewinnt man einen neuen, vermittelnden Ausgangspunkt. Es wird dann nicht erforderlich entweder die Hirn- oder die Rumpf- oder die Schwanznerven als den »Typus« des Spinalnervensystems zu betrachten, sondern alle drei Arten sind Varianten eines Themas, das natürlich längst verloren ist, und dessen Reconstruction vielleicht einmal gelingen wird, wenn die Controversen über die Phylogenie der Wirbelthiere ihr Ende erreichen, und die Versuche, aus isolirten Beobachtungen an Embryonen dieser oder jener Species sofort allgemein gültige Folgerungen zu ziehen, gleichfalls aufhören.

Betrachtet man nun zunächst die Hirnnerven unter Zugrundelegung der obigen Hypothese vom Verlust der Urwirbelderivate, so wird man bald auf den Gedanken kommen, dass man vergeblich nach sog. dorsalen Ästen sucht, weil dieselben mit den Urwirbelmuskeln und den von ihnen ausgehenden Flossenmuskeln, die als ihre Endorgane betrachtet werden müssen, zu Grunde gegangen sind. Vielleicht kann man hier und da irgend einen unbedeutenden Hautast als letzten Überrest dieser dorsalen Äste in Anspruch nehmen, — das bliebe genauer Ermittelung vorbehalten, — aber im Allgemeinen wird man sich fragen dürfen, welche Chancen die dorsalen Äste besaßen, bei dem völligen Zugrundegehen der Organe, die sie innervirten, erhalten zu bleiben? Diese Frage wird um so dringlicher, als es bekannt ist, dass in allen Handbüchern der Anatomie dorsale Äste des Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus beschrieben werden. Welches Recht besteht, diese Terminologie beizubehalten? Ich will mich darauf beschränken in der Erörterung dieser Frage die Aufstellungen Van Wijhe's als Ausgangspunkt meiner Kritik zu nehmen.

Van Wijhe giebt zunächst folgendes Schema der zu einem Visceralbogen ziehenden Nerven: »*ein solcher, nach Art einer dorsalen Wurzel*

entstehender Nerv theilt sich in einen Ram. dorsalis und einen Ram. ventralis. Jeder dieser beiden Rami kann ein Ganglion besitzen. Der Ram. ventralis theilt sich in zwei Hauptzweige: der eine derselben, der Ram. posttrematicus (in der Ontogenie der eher angelegte) versorgt die Musculatur des zu seinem Segmente gehörigen Visceralbogens, längs dessen Vorderseite er hinzieht. Der andere, der Ram. pharyngeus, zieht zu der Schlundhaut und entsendet nahe an seinem Ursprunge den Ram. praetrematicus zu der hinteren Seite des vorhergehenden Visceralbogens.«

Zu diesem »Schema« habe ich zunächst folgende Bemerkung zu machen. Das Recht, dem Ram. dorsalis den Besitz eines Ganglion zuzuschreiben, nimmt Van Wijhe aus den Angaben Stannius' über Ganglien, welche an den Ram. dorsales des Rumpfes bei Gadoiden gefunden werden. Wie es sich mit diesen Ganglien und ihrer Entstehung verhält, vermag ich augenblicklich nicht zu sagen: aber es scheint mir doch mehr als gewagt, das isolirte Vorkommen derselben in einer Gruppe der Teleostier als Paradigma für ein »Schema« zu nehmen, wenn an den dorsalen Ästen der Rumpfnerven der Selachier selbst niemals eine Spur eines solchen Ganglions gefunden wird. Weder mir noch Dr. Paul Mayer, der sich speciell mit diesen Ästen beschäftigt hat, ist es jemals vorgekommen, in ihren Verlauf ein Ganglion eingeschaltet zu sehen. Es ist aber eine missliche Sache, von vorn herein ein »Schema« angenommen zu sehen, das auf Ausnahmen basirt ist. Wir werden sehen, in welche Widersprüche Van Wijhe sich verwickelt.

Als Ramus dorsalis des Ophthalmicus profundus wird ein vom G. ciliare an den supra-orbitalen Schleimcanal gehender kurzer Ast angesprochen. Dies wäre also der vorderste der existirenden Rami dorsales.

Ob die Portio trigemini Ophthalmici superficialis zu den Ram. dorsales gerechnet wird, sagt Van Wijhe zwar nicht ausdrücklich, aber da die Portio facialis dazu erklärt wird, so ist wohl auch die des Trigeminus dafür zu halten. Ein anderer dorsaler Ast des Trigeminus wird nicht erwähnt.

Von der Facialisgruppe wird die eben citirte Portio facialis Ophthalmici superficialis als dorsaler Ast angesehen, eben so der Ram. buccalis, trotzdem er, wie Van Wijhe hervorhebt, unter dem Auge verläuft. Er soll mit der Portio facialis Ophthalmici als ein in zwei Zweige gespaltener dorsaler Ast des Facialis angesehen werden.

Van Wijhe schließt sich ferner, wie bereits früher Balfour und Marshall, der Gegenbaur'schen Auffassung des Acusticus als eines Ram. dorsalis des Facialis an.

Auch dem Schleimcanalast des Glossopharyngeus wird der Charakter als Ram. dorsalis beigelegt.

Vom Vagus gelten der Ram. supratemporalis und der ganze N. lateralis als dorsale Äste.

Es muss nun einleuchten, dass alle diese Rami dorsales mit den Rami dorsales der Spinalnerven wenig mehr als den Namen gemein haben. Eben so wenig, wie je ein Ram. dorsalis eines Spinalnerven einen Schleimcanal innervirt, eben so wenig innerviren die geschilderten Rami dorsales der Hirnnerven Urwirbel- und Rückenflossenmuskeln. Und eben so wenig wie jene je Ganglien enthalten, sind diese ohne Ganglien. Also nicht nur die Structur und Composition, sondern auch die Functionen beider Kategorien sind gründlich verschieden.

Es scheint nun aber ein anderer Grund geltend gemacht werden zu können: die relative Lagerung mehrerer dieser sog. Rami dorsales zu anderen Körpertheilen und zu den Gesammtregionen des Körpers. Da ist vor Allem die Lage des Ophthalmicus superficialis, des Acusticus und der Ram. dorsalis Glossopharyngei zu nennen. Ersterer geht dorsalwärts über den Opticus hinweg und versorgt die Schleimcanäle auf der dorsalen Seite des Kopfes vor den Augen, letztere erscheinen so sehr als dorsale Bildungen, dass die bei Selachiern persistirenden Öffnungen der Gehörblasen nahezu in der Mittellinie des Rückens zusammenfließen, während die vom Ram. dorsalis innervirten Schleimcanäle wirklich und thatsächlich auf dem Rücken anastomosiren.

Was den Acusticus betrifft, so schwebt freilich jede speciellere Deutung in der Luft. Die bisher festgehaltene Hypothese, in dem Gehörorgan der Wirbelthiere ein hoch gesteigertes Homologon der Otolithenbläschen Wirbelloser erblicken zu wollen, würde nur dann discutirbar sein, wenn die Lagerung dieser letzteren inmitten von Kiemenspalten und allen zu ihnen gehörigen Organe nachgewiesen werden könnte. Damit hat es aber gute Wege. Diese Art von phylogenetischen Hypothesen, die aufs Gerathewohl weit aus einander liegende Bildungen morphologischer oder functioneller Ähnlichkeiten halber zusammenwirft und das complicirtere Gebilde brevi manu vom einfacheren ableitet, wird wohl bald von der wissenschaftlichen Bühne verschwinden. Nicht die Bezeichnung des Anfangs- und Endpunktes homologer Organe ist phylogenetische Forschung, sondern die Aufdeckung des sie verbindenden Weges, den die Functions- und Structurwechsel vom einen zum andern zurücklegten.

Ich habe mich schon lange gewöhnt, die Gehörblase für eine umgewandelte Kiemeneinstülpung zu halten, und habe mich gefreut zu

sehen, dass auch Froriep, wie oben erwähnt, diesen Gedanken ausspricht. Directe Beweisgründe sind dafür eben so wenig beizubringen, wie für die Hypothese, dass die Linse und die Nasengrube ectodermale Kiemeneinstülpungen seien. Auch ist hier nicht der Ort, diese Hypothese eingehend zu besprechen. Ich möchte nur im Vorbeigehen betonen, dass es jedenfalls sehr auffallend sein müsste, in die metamerische Reihenfolge der Kiemen, wie sie durch die Nase, Linse, Hypophysis, Mund, Spritzloch, Thyreoidea und die Reihe der wirklichen Kiemen, der hier festgehaltenen Auffassung zufolge, gebildet wird, mitten hinein eine Gehörblase gefügt zu sehen, dass allein schon diese Lagerung einen ausreichenden Grund abgiebt, an einen Functionswechsel zu denken, wie ich ihn hier bezeichne. Fernerhin aber ist die Innervirung durch den Acusticus eben so schwierig zu verstehen, da doch auch seine Natur als metamerischer Hirnnerv auf eine ursprüngliche gleichwerthige Metamerenfolge deutet. Wenn also die Gehörblase als umgewandelte Ectoderm-Kiemeneinstülpung aufgefasst wird, so fällt von selbst jede Nöthigung, den Acusticus als dorsalen Ast aufzufassen, weg. Freilich hat diese Hypothese all das gegen sich, was nach bisherigen Methoden als ausschlaggebend angesehen wird. Zunächst also die Entstehung an einer dorsal höher gelegenen Stelle, als die übrigen Kiemenspalten: aber berücksichtigt man, dass die Einstülpungsöffnung im Laufe der embryonalen Entwicklung immer weiter nach der Rückenlinie gedrängt wird, so ist es nicht schwer, anzunehmen, dass dieser Process des zum Rücken Gedrängtwerdens schon gleich bei der ersten Entstehung mitspielt, so dass man annehmen darf, die Vorfahren der Selachier hätten die Gehörblase noch ventraler, also in einer Linie mit den wirklichen Kiemenspalten besessen. Dann ist wiederum das Dogma von der ectodermalen Herkunft der Kiemen im Wege, — mit dem ich mich aber schon oben abgefunden habe. Schwieriger wird es sein, die Umwandlung durch Erklärung der Zwischenstadien begreiflich zu machen, welche zwischen der ectodermalen Kieme und dem jetzigen Labyrinth stattgefunden haben müssen. Darauf gedenke ich später mit aller Sorgfalt einzugehen.

Von Seite Beard's ist eine andere Hypothese aufgestellt worden: das Labyrinth stelle ein umgewandeltes Stück der Seitenlinie resp. ein Seitenorgan dar. Es wird interessant und sehr wünschenswerth sein, auch diese Hypothese auf ihre Leistungskraft zu prüfen, und zwar um so mehr, als sie uns zugleich ein anderes, und wie ich gleich aussprechen will, eines der schwierigsten phylogenetischen Probleme des Wirbelthierorganismus vor Augen führt. Von allen Organsystemen hat kein

einziges mir bis jetzt einen so hartnäckigen Widerstand in der Reduction auf annelidenartige Dispositionen geboten, als die Seitenlinie. Freilich ist es schon Eisig gelungen, die Sinneskörper bei Anneliden in die gehörige Parallele mit den Nervenhügeln der Seitenlinie zu bringen, — aber einmal ist dadurch weder die merkwürdige Gestaltung des Seitencanals, noch seine Innervirung durch den N. lateralis, noch auch das wunderbar complicirte System der Schleimcanäle und ihrer Innervirung durch Theile des Trigeminus, Facialis und Glossopharyngeus erklärt. Wenn somit kürzlich durch Froriep, Beard und Spencer großes Gewicht auf die Beziehung der Ganglien genannter Nerven zu den Anlagen dieser Sinnesorgane gelegt und besonders von Beard betont wird, dass die Aufdeckung dieser Beziehungen von der höchsten Tragweite sei, so wäre zu wünschen, dass diese Beziehungen einigermaßen klar gelegt und in ein durchgedachtes System mit den übrigen Verhältnissen der Wirbelthierorganisation gesetzt würden. So lange wir aber nichts weiter erfahren, als dass die Ganglien jener Nerven sich an die Haut anlegen und vielleicht eine Zeit lang mit ihr verschmelzen, und so lange die zu den Schleimcanälen in Beziehung tretenden Nerven so wie der wunderbare N. lateralis vagi einfach als »dorsale Äste« bezeichnet werden, so lange wissen wir nicht viel mehr, als wir schon durch Balfour's und Van Wijhe's Forschungen wussten. Das Problem ist: die Disposition der Schleimcanäle, ihre eigenthümliche Gestalt, ihre Innervirung zu erklären, und diese drei Kategorien direct oder indirect von Annelidenbildungen herzuleiten. Wer das versucht, wird inne werden, dass recht fatale Hindernisse im Wege liegen, und dass auch hier wiederum nicht Anfangs- und Endpunkt das wahre phylogenetische Problem bilden, sondern der unbekannte Weg, der sie verbindet.

Wenn ich zunächst mich darauf beschränke, den die Seitenlinie und die Schleimcanäle innervirenden Nerven den Charakter als dorsale Äste abzusprechen, so thue ich es im Hinblick auf die oben geäußerten Gründe. Wie schon die Gehörblasen so weit auf die Höhe rücken konnten, so haben eben auch die vom Glossopharyngeus versorgten Schleimcanäle diese Wanderung gemacht: offenbar werden die ursprünglichen Zellen der Rückenwand hier langsam vernichtet, und die seitlichen schieben sich mehr nach oben zusammen. Es wäre wichtig, darüber einmal genaue Beobachtungen anzustellen.

Ganz besonderer Accent ist aber bisher auf den Ram. ophthalmicus superficialis gelegt worden, als einen dorsalen Ast. Da er dorsalwärts vom Auge nach vorn verläuft, so schien hier in der That ein unübersteigliches Hindernis gegeben, ihn als ventralen Nerven aufzufassen.

Indess auch dieses Hindernis schwindet mit der hier aufgestellten Hypothese von dem phylogenetischen Zustandekommen des jetzigen Wirbelthierauges.

Durch die Verbindung mit der jetzigen Linse hat das Auge, das seiner medullaren Herkunft halber ja unzweifelhaft dorsalen Charakter besitzt, ein eben so stark ventrales Element in sich aufgenommen. Denn ehe die Linse Linse wurde, war sie eben wie alle übrigen Kiemenspalten eine ventrale Bildung, und Blutgefäße, Muskeln und Nerven konnten über sie nach vorn hinwegziehen, ohne darum doch dorsale Formationen darzustellen. Die Linse schob sich ja auch, wie noch heute in der ontogenetischen Entwicklung, von unten her an das Auge heran, durchaus excentrisch; erst die allmähliche Ausbildung des neu gewonnenen dioptrischen Apparates bewirkte die auch heute noch unvollkommene, aber doch annähernde Centrirung. Die zwischen Linse, als damaliger ectodermaler Kiemeneinsenkung, und primärer Augenblase verlaufenden Gebilde wurden also theils dorsalwärts theils ventralwärts verdrängt: je mehr aber schließlich die primäre Augenblase die Linse umfasste und kuglig umschloss, um so mehr rückten Gefäße, Muskeln und Nerven um den Augenball herum, und kreuzten schließlich theils dorsal theils ventral den sich immer mehr verlängernden Opticus. Auf diese Weise konnten also ursprünglich ventrale Bildungen zu jetzt rein dorsalen werden; der Zwang, den N. ophthalmicus superficialis für einen dorsalen Ast zu erklären, weil er den Opticus dorsal kreuzt, fällt weg.

Es leuchtet ein, welchen Einfluss eine solche Hypothese auf die Beurtheilung aller übrigen Beziehungen des Auges zu den Gebilden des Kopfes haben muss, und wie andererseits die Gesammtauffassung des Kopfes eine so radicale Änderung erfährt, wie sie ähnlich nur durch die Auffassung des Mundes als verschmolzene Kiemenspalten hervorgerufen ward. Es resultirt hieraus, wie verfrüht und wie illusorisch alle bisherigen Versuche bleiben, die Zahl der in den Kopf aufgegangenen Metameren zu berechnen und wie leichten Sinnes die bisherige Tradition mit Problemen umsprang, die sie gar nicht sah, viel weniger zu lösen wusste. Was helfen uns alle Tabellen über die Constitution des Kopfes, der aus 9 Mesodermsegmenten bestehen soll, deren jedes aus ventralen und dorsalen Muskeln, Nerven etc. besteht, wenn kein Kriterium für all diese Dinge da ist und wenn, wie z. B. seitens Van Wijhe's, gesagt wird, die Augenmuskelnerven seien alle ventraler Natur. In der That machen sowohl der Oculomotorius wie auch der Abducens den Eindruck ventraler Wurzeln: sie entspringen, äußerlich

betrachtet, näher der ventralen Mittellinie des Medullarrohres, als irgend eine andere ventrale Wurzel. Forscht man aber dem Ursprung des Trochlearis nach, so bestätigt sich die Angabe Marshall's und Spencer's [1], die diesen Nerven von der höchsten dorsalen Spitze der Grenze zwischen Mittel- und Hinterhirn hervorkommen sahen. Auch Van Wijhe hat diesen Verlauf bestätigen können. Wie kann aber eine ventrale Wurzel, als welche Van Wijhe den Trochlearis ansieht und ihn zum Trigeminus als dorsaler rechnet, den allerdorsalsten Ursprung aller cranialen und spinalen Nerven erlangen? Nun stützt sich Van Wijhe auf die Abwesenheit gangliöser Bildungen, die den dorsalen Wurzeln immer zukommen: ich kann aber aus meinen Untersuchungen über die Entwicklung des *Torpedo*-Embryo den Beweis liefern, dass im allerfrühesten Beginn der Trochlearis eine kleine Ganglienanschwellung besitzt, somit höchst wahrscheinlich eine dorsale Wurzel ist.

Aus all den vorstehenden Darlegungen wird indess klar geworden sein, dass diese ganze Schematisirung zu nichts führt. Sie steht immer noch mit einem, und zwar dem kräftigsten Fuß, auf dem Boden der alten Wirbeltheorie, betrachtet immer noch die Wirbelthiere ihrem Namen entsprechend als hauptsächlich aus Wirbeln zusammengesetzt, wenn sie auch dem Wirbel heut zu Tage andere Kategorien, wie Mesodermsegmente, segmentale Sinnesorgane, Spinalnerven oder dgl. substituirt hat. Indessen kann es nicht oft und nachdrücklich genug wiederholt werden: auf diesem Wege des Zugrundelegens eines einzelnen Charakters lässt sich nichts erreichen, als die Aufdeckung einiger bisher übersehener Verhältnisse der Structur oder Entwicklung: ein Gesammtbild der phylogenetischen Geschichte des Wirbelthierkopfes bleibt so weit entfernt wie je. Nur eine von der Entwicklungsgeschichte und der Structur ausgehende, aber die physiologischen Umwandlungen der Funktionen fortdauernd im Auge haltende Betrachtung kann dazu führen, die äußerst complicirte Geschichte des complicirtesten Organismus einigermaßen aufzuhellen. Eine solche Betrachtung kann eben so wenig eines genauen Beobachtungsvermögens entbehren, wie sie ohne eine kräftig arbeitende Phantasie vorwärts kommen wird: beide bedürfen freilich des Zügels der Kritik. Nichts kann schiefer sein, als den zum Überdruss abgehetzten Vorwurf des Phantasirens gegen logische Operationen zu richten, die ohne ausgiebigsten Gebrauch der Phantasie gar nicht zu Stande kommen können. Das einstens von einem berühmten Forscher gegen die bisherigen Versuche, die Phylogenie der

[1] Observations of the cranial Nerves of *Scyllium*. Quart. Journ. of Micr. Sc. 1881 p. 472 ff.

Thiere zu erarbeiten, geschleuderte Anathema: wenn er Romane lesen wolle, so wisse er sich etwas Besseres als Schöpfungsgeschichten, trifft leider zu — aber ich erlaube mir dazu die bescheidene Randbemerkung, dass es, eben so wie es gute und schlechte Romane giebt, auch gute und schlechte Schöpfungsgeschichten geben kann, und dass die Parallele sich sogar noch weiter ziehen lässt.

In den schlechten Romanen sind die handelnden Personen Marionetten, die je nach dem Bedürfnisse des Autors die einander ausschließendsten Charaktereigenschaften zeigen. Dem Verfasser solcher Romane sind aufregende Situationen die Hauptsache, er arbeitet auf Effect, nicht auf künstlerische Wahrheit. Er findet vielleicht mehr Leser, aber nicht bessere, als Jener, welcher die Entwicklung von Charakteren aus der denselben innewohnenden Nothwendigkeit hervorgehen lässt und die Situationen nur erfindet, um dem Charakter Gelegenheit zu geben, sich in seiner Complicirtheit zu documentiren. Die Charaktere schaffen in diesen, guten, Romanen die Conflicte und ihre Lösung erfolgt nicht so, wie es dem Leser vielleicht am meisten Spaß macht, sondern wie sie dem »organischen« Zusammenhange der verschiedenen mitwirkenden Charaktere, den psychischen Organismen, gemäß ist.

So giebt es vielleicht auch Schöpfungsgeschichten, die dem Sensationsbedürfnis möglichst vieler, wenn auch nicht der competentesten Leser entgegenkommen. In ihnen nimmt, was da fleucht und kreucht, Evolutionen vor, die an die Heldenthaten der Schauerromane Miss Braddon's oder der historischen Dichtungen Louise Mühlbach's erinnern. Wird es nöthig, ein bisher blindes oder taubes Geschöpf plötzlich sehend oder hörend werden zu lassen: nun so wird flugs aus dem Medullarrohr ein Auge, aus einer Hautgrube ein Ohr hergestellt. Soll die religiöse Tradition erschüttert werden, die den Menschen als Ebenbild Gottes betrachtet, — da ist der *Amphioxus*, ein bei Tage im Sande, bei Nacht im flachen Wasser ziellos herumirrendes Geschöpf, das dem Leser als besonders verehrungswürdig hingestellt wird, da es dem Urahn des Menschengeschlechtes nächst verwandt sein soll: man lässt ihm Gliedmaßen wachsen, giebt ihm ein Skelett, Anwartschaft auf einen Kopf, — und am Schluss des Romans steckt in ihm ein Goethe, ein Beethoven, ein Kant.

Gewiss wird die Phylogenie eben so wie die Roman- oder Dramendichtung immer in Gefahr bleiben, auf zehn oder zwanzig schlechte höchstens ein gutes Werk zu erleben, — das theilt sie mit allen übrigen Produkten des menschlichen Thuns. Aber wie man heute nicht mehr die Romane Clauren's oder die Dramen der Sturm- und Drangperiode

liest, so wird man auch nach fünfzig Jahren nicht all die verfehlten phylogenetischen Romane und Novellen lesen, die in den vergangenen Jahrzehnten geschrieben wurden. Fritz Müller's kleine Schrift »Für Darwin« wird aber immer wieder gelesen werden, und auch Haeckel's Stammbäume in der Generellen Morphologie werden ihren historischen Werth als erste, breit angelegte Versuche, den ganzen Körper der Wissenschaft nolens volens in das neue Kleid einzuzwängen, behalten, wenn auch vielleicht keine einzige der dort behaupteten Ableitungen richtig ist, — die bedenklichen Romane desselben Autors, die Schöpfungsgeschichte und die Anthropogenie, werden aber schwerlich trotz ihres Werthes als Agitationsschriften als Monumenta aere perenniora dauern; — ihrethalben indess die ganze Phylogenie zu verwerfen, wie es von manchen Seiten geschieht, würde heißen, das Kind mit dem Bade auszuschütten, statt es heranwachsen zu lassen und ihm eine gute Erziehung zu geben.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 23.

Fig. 1. Querschnitt durch einen 5 mm langen *Ammocoetes*.
- 2. Stärker vergrößerte ventrale Kuppelzellen.
- 3. Stärker vergrößerte dorsale Kuppelzellen.
- 4. Querschnitt durch einen nahezu ausgewachsenen *Ammocoetes*.
- 5. Querschnitt durch *Ammocoetes* in der Gegend der Afterwülste.
- 6. Querschnitt durch die Beckenflossengegend eines Haifischembryo.

Tafel 24.

Fig. 7, 7*a*, 7*b*. Längsschnitte durch die Gegend der sog. Afterflossenmuskel und des Penis bei *Petromyzon*.
Fig. 8—8*d*. Querschnitte durch dieselben Partien.

Buchstaben-Bezeichnung.

Aft.	After.	*M.B.Fl.*	Muskel der Beckenflosse.
A.Fl.	Afterflosse.	*Md.*	Medulla spinalis.
Ao.	Aorta.	*Mk.*	Muskelknospen.
B.Fl.	Bauchflosse.	*N.Gang.*	Nierengang.
Beck.M.	Beckenmuskel.	*Ni.*	Niere.
Ch.	Chorda dorsalis.	*Pl.P.H.*	Pleure-Peritonealhöhle.
D.	Darm.	*R.Fl.*	Rückenflosse.
D.Cont.	Darm-Contenta.	*R.Fl.M.*	Rückenflossenmuskeln.
Fl.Str.	Flossenstrahlen.	*Urn.*	Urnierengang.
Kn.	Knorpel der Beckenflosse.	*Urw.*	Urwirbelmusculatur.
Ly.R.	Lymphraum.	*V.*	Vene.

7598
July 19. 1886

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

SECHSTER BAND.

IV. HEFT.

MIT 8 TAFELN.

R. Friedländer & Sohn
BUCHHANDLUNG
Berlin N.W., Carlstr. 11.

BERLIN,
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1886.

Ausgegeben den 16. Juni 1886.

Bd. VI, Heft 1. mit 8 Tafeln und 1 Abbildung erschien im März 1885 zum Preise von 14 Mark.
Bd. VI, Heft 2. mit 11 Tafeln, im September 1885 zum Preise von 16 Mark.

Inhalt.

Seite

Daday, E. v., Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Infusorien-Fauna des Golfes von Neapel. (Mit Taf. 25.) 481

Vigelius, W. J., Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. (Mit Taf. 26 u. 27.) 499

Patten, W., Eyes of Molluscs and Arthropods. (With Plate 28—32.) . . 542

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge.

Verlag von **Friedrich Vieweg & Sohn** in **Braunschweig.**

Seit Beginn des Jahres 1886 erscheint in unserm Verlage wöchentlich:

Naturwissenschaftliche Rundschau.

Wöchentliche Berichte über die Fortschritte auf dem Gesammtgebiete der Naturwissenschaften.

Unter Mitwirkung der Herren Professoren Dr. **J. Bernstein,** Dr. **A. v. Koenen,** Dr. **Victor Meyer,** Dr. **B. Schwalbe** und anderer Gelehrten herausgegeben von

Friedrich Vieweg & Sohn.

Preis pro Quartal 2 ℳ 50 ₰. Probenummern gratis und franco. Bestellungen nimmt jede Buchhandlung und Postanstalt entgegen.

Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Infusorien-Fauna des Golfes von Neapel.

Von

Dr. Eug. v. Daday,
Docent an der Universität zu Klausenburg.

Mit Tafel 25.

Prof. Dr. Géza Entz hat eingehende und umfassende Arbeiten über die Infusorien-Fauna des Golfes von Neapel in seinen »Über Infusorien des Golfes von Neapel«[1] und »Zur näheren Kenntnis der Tintinnodeen«[2] betitelten Mittheilungen publicirt. In ersterer enumerirte und beschrieb der genannte Forscher 71 Arten und unter diesen einige neue Gattungen und Arten; während in der letzteren nachträglich beobachtete Tintinnodeen aufgeführt werden, nämlich 7 Arten, welche er nach den im Darminhalt von Salpen und *Antedon rosaceus* übrig gebliebenen Schalen näher beschrieb.

In den letzten Monaten des Jahres 1885 und in der ersten Hälfte des Januar 1886 habe ich in der Zoologischen Station zu Neapel Gelegenheit gehabt, einige Infusorien-Arten zu beobachten, welche G. Entz nicht aufgezählt hatte. Ich publicire diese Arten, weil ich auf diese Weise die Kenntnis der Infusorien-Fauna des Golfes von Neapel zu erweitern glaube.

Die von mir beobachteten, für den Golf von Neapel und theilweise auch für die Wissenschaft neuen Arten sind die folgenden:

[1] Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. 5. Bd. 1884. p. 289—445. Taf. 20—25.

[2] Ebenda. 6. Bd. 1885. p. 185—217. Taf. 13—14.

Fam. Acineta Ehrbg.

1. *Acineta livadiana* Mereschk.
2. *Acineta trinacria* Gruber.
3. *Acineta neapolitana* n. sp.

Fam. Enchelina St.

4. *Holophrya maxima* n. sp.
5. *Lagynus ocellatus* n. sp.

Fam. Trachelina St.

6. *Amphileptus gigas* Clap. et Lachm.

Fam. Colepina Ehrbg.

7. *Coleps fusus* Clap. et Lachm.

Fam. Stentorina St.

8. *Stentor auricula* S. Kent.

Fam. Tintinnodea Clap. et Lachm.

9. *Codonella orthoceras* Haeck.
10. *Codonella punctata* n. sp.
11. *Codonella annulata* n. sp.
12. *Dictyocysta ovalis* n. sp.
13. *Dictyocysta mitra* Haeck.

Die bei der Beschreibung dieser Arten von mir benutzte Litteratur ist folgende:

Claparède et Lachmann, Études sur les Infusoires et sur les Rhizopodes. Vol. 1. 2.

Géza Entz, **1.** Über Infusorien des Golfes von Neapel. Mitth. Z. Stat. Neapel. 5. Bd. 1884. p. 289.

—— **2.** Zur näheren Kenntnis der Tintinnodeen. Ibid. 6. Bd. 1885. p. 185.

A. Gruber, Die Protozoen des Hafens von Genua. Sep.-Abdr.

E. Haeckel, Über einige neue pelagische Infusorien. Jenaische Zeit. Naturw. 7. Bd. 1873. p. 560.

S. Kent, A Manual of the Infusoria. Vol. 1. 2. 1880—1882.

E. Maupas, Étude des Infusoires Ciliés. Arch. Z. Expér. (2) Tome 1. 1883. p. 487—489. Pl. 21. Fig. 1. 2.

C. Mereschkovski, On some new or little-known Infusoria. Ann. Mag. N. H. (5) Vol. 7. 1881.

F. Stein, Der Organismus der Infusionsthiere. 2. Abth. 1867.

A. Wrzesniovski, Beobachtungen über Infusorien aus der Umgebung von Warschau. Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1870.

Meine Forschungsresultate kann ich in Folgendem zusammenfassen.

1. Acineta livadiana Mereschk.

(Taf. 25 Fig. 1 u. 2.)

Acineta livadiana, Mereschkovski, p. 214—215. Taf. 12 Fig. 10. — S. Kent, Vol. 2. p. 828. Taf. 48 Fig. 12.

Mereschkovski hat diese Art aus dem Schwarzen Meer beschrieben, und zwar nach Exemplaren, die er bei Livadia auf Ceramien fand. S. Kent erwähnt ihrer auch, aber nur nach Mereschkovski's Angaben, andere, neuere Fundorte zählt er nicht auf. Ich selbst fand sie im Golf von Neapel auf verschiedenen Algen und hauptsächlich auf Ceramien recht häufig im Monat November.

Die Beschreibung Mereschkovski's ist zwar kurz, aber ganz charakteristisch, desswegen übergehe ich sie hier und beschränke mich nur auf einige von ihm nicht genau geschilderte Details.

Schon Mereschkovski hat beobachtet, dass der Vorderrand der äußeren Hülle der *A. livadiana* einwärts gekrümmt ist und einen Trichter bildet, auf welchem die Saugfüßchen nach auswärts strahlen. Die Richtigkeit dieser Behauptung Mereschkovski's kann ich bestätigen, besonders an mit Kalilauge behandelten Exemplaren, nachdem durch das Verschwinden des Protoplasmakörpers die Hülle ganz leer und durchsichtig geworden war (Taf. 25 Fig. 2). Aber eben sowohl bei lebenden, als auch bei mit Kalilauge behandelten Exemplaren habe ich noch eine andere Thatsache gefunden, nämlich mich davon überzeugt, dass diese Art in der That zwei Hüllen besitzt, d. h. eine äußere, feste Hülle, welche auch Mereschkovski beschrieben hatte, und eine innere, mäßig dünne, membranähnliche Cuticulahülle, welche der oben genannte Forscher nicht erwähnt. Letztere liegt unmittelbar unter der äußeren, geht aber nur bis zum vorderen Dritttheil derselben und biegt dann nach der Mundöffnung ab (Fig. 1).

Der lange Stiel steht in Zusammenhang mit der inneren Hülle und passirt die äußere durch eine runde Öffnung.

Die Ergebnisse meiner Studien über die Beschaffenheit des Protoplasmakörpers sind identisch mit denen Mereschkovski's, mit Ausnahme dessen, dass, während es ihm nicht gelang den Kern zu beobachten, ich mich mit Hilfe von Tinctionsmethoden von der Anwesenheit und Form desselben überzeugen konnte. Der Kern liegt nämlich in der

hinteren Partie des Protoplasmakörpers, ist oval, ohne Kernkörperchen (Fig. 1).

Die Resultate meiner Messungen an mehreren Exemplaren stelle ich in folgender Tabelle zusammen:

1.	Größte Länge der Hülle	45 μ
2.	Größte Breite der Hülle	42 μ
3.	Größte Länge des Stieles	54 μ
4.	Größter Durchmesser des Stieles	9 μ

Meine Exemplare waren also mäßig größer als die von MERESCHKOVSKI.

2. *Acineta trinacria* Gruber.

(Taf. 25 Fig. 3.)

Acineta trinacria, Gruber, p. 56—58. Fig. 61—68.

Diese niedliche Art fand, wie auch GRUBER bemerkt hat, schon C. CLAUS auf *Tisbe* von Messina; er giebt eine Skizze davon; da er sie aber weder benannte noch näher beschrieb, so sind seine Bemerkungen in Vergessenheit gerathen. GRUBER hat das Thierchen im Hafen von Genua neuerlich gefunden und in vortrefflicher Abbildung und Beschreibung als neu bekannt gemacht.

Die *Acineta trinacria* war also bis jetzt nur von zwei Fundorten bekannt, nämlich von Messina und vom Hafen von Genua, und in beiden Fundorten auf *Tisbe*-Arten. Ich fand sie im October im Golf von Neapel ebenfalls auf zwischen Bryozoen lebenden *Tisbe*.

Von den von GRUBER beschriebenen Formen habe ich beobachtet die entwickelten Exemplare und auch die in der Entwicklung begriffenen Formen; die ersteren auf dem Cephalothorax, die letzteren hingegen am häufigsten auf den vorderen Antennen der *Tisbe*.

Mit Rücksicht auf die gesammten Organisationsverhältnisse der *Acineta trinacria* kann ich die Forschungsresultate GRUBER's bestätigen; nur in Bezug auf den Kern kam ich zu anderen Resultaten. GRUBER nämlich beschreibt letzteren sowohl bei den reifen, als auch bei den in der Entwicklung begriffenen Formen als ein einfaches längliches Band mit feinen stark lichtbrechenden Körnchen. Ich fand ihn jedoch nach Anwendung von MAYER's Carmin bei sämmtlichen Formen mehr oder weniger gekrümmt (Fig. 3) und in der Structur ganz übereinstimmend mit den von G. ENTZ von *Zoothamnium Mucedo* beschriebenen

[1] Die freilebenden Copepoden. Leipzig 1863. Taf. 15 Fig. 12.

und abgebildeten Kernen. In den mäßig großen Kernen der reifen Formen habe ich stark lichtbrechende Kügelchen beobachtet und zwar in großer Anzahl, in ihrem Inneren waren intensiv gefärbte Centralkügelchen unterscheidbar. Diese Kügelchen waren bei den reifen Exemplaren zahlreicher als bei den jungen, bei welch letzteren ich nur 4—6 beobachtet habe. Ein Kernkörperchen konnte ich aber auch mit Tinctionsmethoden nicht wahrnehmen.

Die von mir untersuchten Exemplare waren alle mäßig größer als die von GRUBER, wie folgende Tabelle zeigt.

1. Körperlänge der reifen Formen	252—270 μ
2. Körperlänge der Entwicklungsformen	235—252 μ
3. Größter Durchmesser der reifen Formen	70—90 μ
4. Größter Durchmesser der Entwicklungsformen	50—70 μ
5. Größte Länge der Saugfüßchen	36 μ
6. Länge des Stieles	36—40 μ

Über das Vorkommen will ich nur noch bemerken, dass ich fast immer einzelne Exemplare, Gesellschaften aber, wie sie GRUBER beschrieb, nur ausnahmsweise beobachtet habe.

3. Acineta neapolitana n. sp.

(Taf. 25 Fig. 4.)

Concha semiorbiculari, superiore parte latiore, in medio tuberculata atque cum corpore conjuncta; pediculo tenui, cylindrico, quam corpus longiori, scapo centrali.

Die äußere Körperform ist halbkugelig. Die Hülle ist fest, structurlos und auf dem hinteren Rande abgerundet, auf dem vorderen Rande hingegen buckelartig vorspringend. An der buckelartigen Erhebung der Hülle befindet sich eine kleine, rundliche Offnung, aus welcher die Saugfüßchen herausstrahlen.

Außer der festen Hülle, gleich wie bei *Acineta livadiana*, konnte ich noch eine feine biegsame Cuticularmembran unterscheiden, welche ganz auf der äußeren Hülle liegt, sich aber nur bis zum vorderen Rande derselben erstreckt und die buckelartige Erhebung nicht bedeckt.

Der mäßig lange Stiel ist cylindrisch und steht in Zusammenhang nicht nur mit der äußeren, sondern durch eine kleine rundliche Öffnung derselben auch mit der inneren Hülle; sein Stielmuskel bildet eigentlich die Fortsetzung derselben.

Der Protoplasmakörper ist kugelig, füllt aber den inneren Raum der Hülle nicht ganz aus. An dem vorderen Rand der Hülle, d. h. in der buckelartigen Erhebung ist das Protoplasma homogen, durchsichtig, und die Saugfüßchen strahlen daraus hervor. Dieser Theil repräsentirt das reine Ectosarc, von welchem die übrige Körpersubstanz sehr scharf gesondert ist. Die Grundmasse des Körpers bildet das dunkel granulirte Protoplasma, in welchem zahlreiche stark lichtbrechende Kügelchen zerstreut sind.

Der nur nach Färbung sichtbare Kern ist oval und liegt ungefähr in der Mitte des Körpers. Kernkörperchen konnte ich nicht beobachten, auch nicht die feinere Structur des Kernes wegen der erwähnten zahlreichen Kügelchen des Protoplasma, welche den Kern bedeckten.

Die contractile Vacuole liegt bei allen untersuchten Exemplaren gegenüber dem Kern.

Die Saugfüßchen sind einfache, knopfartige Fortsätze, verhältnismäßig zahlreich und lang.

Die Dimensionen der verschiedenen Körpertheile sind folgende:

1. Größte Länge der Hülle 27 μ
2. Größte Breite der Hülle 24—25 μ
3. Länge der Saugfüßchen 8—10 μ
4. Größte Länge des Stieles 30—32 μ
5. Größte Breite des Stieles 5—7 μ

Unter den bis jetzt bekannten Arten ähnelt sie am meisten der *Acineta livadiana* Mereschk., unterscheidet sich aber von dieser in Folgendem: 1) in der äußeren Körperform; 2) in der Structur ihrer Hülle und 3) in den Structurverhältnissen des Protoplasma. Während z. B. die äußere Körperform der *A. livadiana* Mereschk. länglich-oval ist, ist die der *A. neapolitana* halbkugelförmig; während die Hülle der *A. livadiana* an dem vorderen Rande einen Trichter bildend sich einwärts krümmt, findet sich bei unserer Art eine buckelartige Erhebung auf derselben Stelle, und endlich zeigt das Protoplasma der *A. livadiana* nicht jene Differenzirung wie das der *A. neapolitana*.

Diese Art fand ich im Monat October auf Ceramien des Golfes von Neapel, aber nur selten in Gesellschaft von *A. livadiana*.

Ich schließe aber mit Rücksicht auf das große Variirungsvermögen der Acinetinen und das Vorkommen dieser Art nicht unbedingt aus, dass auch die *A. neapolitana* eine Varietät von *A. livadiana* sein kann, worüber aber nur weitere, auf die Entwicklung sich erstreckende Beobachtungen entscheiden können. Mir gelang es nicht, die Entwicklung der *A. neapolitana* zu verfolgen.

4. *Holophrya maxima* n. sp.

(Taf. 25 Fig. 5.)

Corpore elongato, cylindrico, antice rotundato, postice in cauda parva exeunte: ciliis parvis, aequalibus, in seriebus 8 longitudinalibus rectis ordinatis; nucleo articulato, cateniformi; vacuola magna in parte corporis posteriori posita.

Der langgestreckte Körper ist cylindrisch, formbeständig, vorn abgerundet, hinten in einen kleinen schwanzähnlichen Fortsatz zugespitzt.

Die Mundöffnung bildet eine einfache Spalte; den Schlund konnte ich nicht unterscheiden. Die Afteröffnung liegt wahrscheinlich an dem anderen Ende des Körpers; da ich aber die Entleerung nicht beobachten konnte, so vermochte ich über Stelle und Anwesenheit derselben nicht ins Reine zu kommen.

Die Cuticula ist sehr fein, biegsam, ohne Längs- und Querfurchen. Die Querfurchen fehlen ohne Zweifel ganz, dagegen halte ich die Anwesenheit der Längsfurchen für sehr wahrscheinlich und glaube, dass ich sie nur wegen des stark und dunkel granulirten Protoplasma des Körpers nicht unterscheiden konnte.

Die Cilien sind sehr fein und auf dem ganzen Körper überall gleich lang und fein; nur die des Peristomes sind ein wenig länger. Die Cilien liegen aber nicht zerstreut, sondern in acht mit der Längsachse des Thieres parallel laufenden und von einander gleich weit entfernten Längsreihen.

Das Protoplasma ist stark granulirt, grau gefärbt und enthält zahlreiche stark lichtbrechende, mäßig große Kügelchen, welche es fast undurchsichtig machen. Es ist aber nicht in allen Körperregionen gleich granulirt und gefärbt, sondern dunkler in der Nähe der Mundöffnung, in dem hinteren, schwanzartigen Fortsatze des Körpers und neben der contractilen Vacuole. Diese Verschiedenheit ist sehr augenfällig besonders in der Nähe der Mundöffnung, wo die tiefgefärbten Klümpchen beinahe ein gesondertes Querband bilden.

Der Kern ist eins der interessantesten und bezeichnendsten Organe des Thierchens. Nämlich, ganz abweichend von dem Kerne der Arten von *Holophrya* und der mit ihr verwandten Gattungen, erinnert er an den Kern der Stentoren, weil er aus zahlreichen ovalen und kettenartig zusammenhängenden Kernchen besteht. Unter diesen weichen die zwei, welche in dem vordersten Theile des Körpers liegen, in so fern von den

anderen ab, als sie rundlich, die anderen mehr oder minder oval sind. Aber die beiden rundlichen Kernchen sind auch von einander verschieden, der obere ist viel größer als der untere, und diese beiden liegen näher an einander als die übrigen Kernchen. Von dem Kern der Stentoren unterscheidet sich aber der Kern dieser Art dadurch, dass er dort eine einfache Kette, hier dagegen einen Kranz bildet, denn alle Kernchen hängen zusammen. Die Kerne schienen ganz structurlos zu sein, und in ihrem Inneren konnte ich weder Klümpchen, noch Kernkörperchen unterscheiden. Die Beobachtungen erschwert aber sehr die Färbung und Granulation des Protoplasma und eben so der Umstand, dass das Thierchen außerordentlich empfindlich ist und die Anwendung fast aller Reagentien unmöglich macht. Nur zufällig konnte ich bei einigen Exemplaren den Kern färben und ein wenig deutlicher machen. Die Kerne aber kommen in den eben geschilderten Formen nur bei den ganz reifen Exemplaren vor, während sie bei jüngeren Exemplaren einen in der Mitte des Körpers liegenden großen, mehr oder weniger ovalen Körper bilden.

Die contractile Vacuole liegt in dem hinteren Körpertheil, in der Nähe des schwanzähnlichen Fortsatzes, und ist bei allen Exemplaren gut entwickelt; ihre Contraction aber konnte ich nicht beobachten.

Die Resultate meiner Messungen sind folgende:

1.	Größte Körperlänge	0,7—0,9 mm
2.	Größte Breite des Körpers	0,08—0,2 mm
3.	Länge des Schwanzes	0,07—0,15 mm

Wie diese Daten zeigen, ist dies also eins der größten bis jetzt bekannten Infusorien und eben desswegen habe ich den Namen *maxima* gewählt.

Unter den bis jetzt bekannten Infusorien steht diese Art sehr nahe der von E. Maupas an der Küste von Algier gefundenen *H. oblonga*. Sie unterscheidet sich aber von dieser durch Folgendes: 1) *H. oblonga* ist nur 0,3—0,4 mm lang, *maxima* dagegen 0,7—0,9 mm; 2) das hintere Körperende von *oblonga* bildet, obwohl es auch zugespitzt sein kann, doch keinen solchen schwanzähnlichen Fortsatz, wie bei *maxima*; 3) die Cilien von *oblonga* sind wahrscheinlich auf dem ganzen Körper gleichmäßig zerstreut, während sie bei *maxima* in 8 Längsreihen geordnet vorkommen; 4) bei *oblonga* liegen die vielen kleinen Kerne zerstreut, bei *maxima* dagegen bilden sie einen zusammenhängenden Kranz. Ich schließe aber nicht aus, dass *maxima* und *oblonga* nur Entwicklungsformen einer Art, und die von mir beobachteten einkernigen

Exemplare erste Larvenstadien sind, während *oblonga* ein Zwischenglied und *maxima* die ganz entwickelte Form repräsentiren würde.

Ich fand diese schöne, interessante Art zwischen verschiedenen Bryozoen und namentlich zwischen *Zoobothrium* und *Loxosoma*, eben so zwischen verschiedenen Algen. Im Monat October war sie recht häufig, während ich im Monat November nur wenige Exemplare gefunden habe. In ihrer Gesellschaft kamen auch einige Rotatorien vor, speciell *Colurus*-Arten.

5. *Lagynus ocellatus* n. sp.

(Taf. 25 Fig. 6—8.)

Freia elegans, Claparède et Lachmann, p. 218—219. Pl. 9 Fig. 8, 9.
Freia elegans, Stein, p. 294—295.

Corpore paulo elongato, cylindrico, antice obtuso, postice rotundato, undique ciliato; nucleo ovali; vacuola magna in parte corporis posteriori posita; ore transversaliter fisso longisque ciliis circumcincto; oculo magno, nigro, in apice corporis anteriori posito.

Longit. corp. 135—180 μ; Magnit. nuclei 18 μ.

Der gewöhnlich langgestreckte Körper ist vorn gerade abgeschnitten, hinten abgerundet; der vordere Theil ist aber in allen Fällen schmaler als der hintere (Fig. 6). Die Form verändert sich indessen sehr oft und zieht sich mehr oder minder zu einer Kugel zusammen, die Mundöffnung bleibt aber auch in diesem Fall scharf gesondert (Fig. 7).

Die Cuticula ist sehr fein, biegsam, und konnte ich darauf nur Längsstreifen unterscheiden (Fig. 6, 7); die Querstreifen dagegen fehlen auch bei den kugelförmig zusammengezogenen Exemplaren ganz (Fig. 7).

Die Cilien sind sehr fein und stehen in dicht neben einander liegenden Reihen, welche parallel mit der Längsachse des Thierchens laufen. Die das Peristom bildenden Cilien sind viel länger als die übrigen, gerade wie bei *Lagynus sulcatus* (Fig. 6, 7).

Den Mund bildet eine runde Öffnung, ähnlich wie bei *Lagynus sulcatus*, ohne gesonderten Schlund und ohne andere papillenähnliche Bildungen (Fig. 6, 7). Den After konnte ich nicht beobachten, wesshalb ich sowohl über seine Stelle als über seine Form keine Daten geben kann.

Der Protoplasmaleib ist sehr reichlich und graulich granulirt, die Kügelchen aber sind spärlicher zerstreut in der Nähe der Mundöffnung als in dem Reste des Körpers (Fig. 6, 7).

Der Kern liegt in der Mitte des Körpers (Fig. 6, 7) und seine Umrisse sind bei lebenden Thieren nur sehr schwer zu unterscheiden, während sie nach Färbung mit MAYER's Carmin schärfer hervortreten. Er ist gewöhnlich mäßig länglich oval. Seine Structur zeigt nichts Bemerkenswerthes; die Kernkörperchen konnte ich nicht unterscheiden.

Die contractile Vacuole liegt in dem hinteren Körpertheil und fehlt in keinem Fall, ihre Contraction konnte ich aber nicht beobachten (Fig. 6, 7).

Sehr auffallend und auch sehr charakteristisch ist ein großer Pigmentfleck, welcher in der Nähe der Mundöffnung liegt. Er ist dunkelschwarz, meistens viereckig oder unregelmäßig, selten rundlich (Fig. 6, 7). Sehr interessant ist an ihm, dass er nicht nur einen einfachen Fleck, sondern ein complicirteres Organ bildet, in so fern, als das schwarze Pigment in allen Fällen einen großen krystallähnlichen, derben Körper bedeckt. Von der Anwesenheit desselben kann man sich sehr leicht überzeugen nach der Anwendung von Alkohol, weil im Zusammenhang mit dem Schwunde des schwarzen Pigmentflecks der krystallähnliche derbe Körper sichtbar wird (Fig. 8).

Diese Thierform hatte nach der Angabe CLAPARÈDE's schon LACHMANN beobachtet; er giebt auch die Beschreibung und die Abbildungen derselben. CLAPARÈDE nun stützt sich auf die Angaben LACHMANN's, und besonders darauf, dass dieser die Mundöffnung nicht unterscheiden konnte und gesehen zu haben behauptete, das Thier bilde eine Hülse; und darum erklärte er es für eine Larvenform von *Freia elegans*. STEIN bezog sich zwar auf die oben citirten Angaben, bezweifelte aber ihre Richtigkeit. Da er selbst das Thierchen nicht beobachtet hatte, so giebt er eine bestimmte Meinung nicht ab. Ich hätte diese höchst interessante Frage durch die Verfolgung der Entwicklung von *Freia*-Arten gern gelöst, musste dies aber wegen der ungünstigen Umstände unterlassen.

Ich fand diese Form zwischen den in der Nähe von Capri gesammelten Algen, und mit Rücksicht auf ihre gesammte Organisation und die Anwesenheit der Mundöffnung halte ich sie für eine selbständige Art, die ich wegen der Beschaffenheit ihres schwarzen Pigmentfleckes *ocellatus* benennen will.

Schließlich kann ich noch bemerken, dass GRUBER's *L. sulcatus* wahrscheinlich identisch ist mit E. MAUPAS' *L. crassicollis*, während die *Trachelocerca Phoenicopterus*, welche G. ENTZ mit GRUBER's *L. sulcatus* für identisch hielt, eine selbständige Art bildet (vgl. E. MAUPAS,

p. 490—492. Pl. 20 Fig. 25—27; Gruber, p. 37, 38. Fig. 37—39 und G. Entz, 1 p. 313—320. Taf. 20 Fig. 1—7 und Nachtrag).

6. *Amphileptus gigas* Clap. et Lachm.

Amphileptus gigas, Claparède et Lachmann, Vol. 1. p. 349. Pl. 16 Fig. 3.
Dileptus gigas, Wrzesniovski, p. 504. Taf. 23 Fig. 38—41.
Amphileptus gigas, S. Kent, Vol. 2. p. 526. Pl. 27 Fig. 68.

War bis jetzt nur aus Süßwasser bekannt. Wrzesniovski hat zwei Formen beschrieben, die eine mit kurzem Schnabel und gedrungener Statur aus der Gegend von Warschau, die andere mit längerem Schnabel und schlanker Statur aus der Gegend von Grojec.

Im Golf von Neapel habe ich einige Exemplare zwischen Algen gefunden, und diese waren alle Wrzesniovski's langschnäbeligen schlankeren Formen ähnlich. Die nähere Beschreibung aber lasse ich unter Hinweis auf Wrzesniovski's Forschungsresultate weg und bemerke nur so viel, dass ich bei diesen marinen Formen die Cuticula sehr deutlich unterscheiden konnte; sie war quer geringelt.

Die Größenverhältnisse der beobachteten Exemplare sind folgende:

1. Körperlänge 0,7—0,94 mm
2. Schnabellänge 0,25—0,35 mm

Diese marine Form steht also in der Körperlänge den Warschauer, in der Schnabellänge den Grojecer Exemplaren sehr nahe.

7. *Coleps fusus* Clap. et Lachm.

Coleps fusus, Claparède et Lachmann, Vol. 1. p. 366. Pl. 12 Fig. 7, 8. — S. Kent, Vol. 2. p. 507. Pl. 27 Fig. 5.

Diese Art war bis jetzt nur aus der Nordsee bekannt, wo Lachmann sie in der Nähe von Glesnäs an der norwegischen Küste gefunden und beschrieben hat. S. Kent erwähnt das Thier nach Lachmann's Angaben.

Ich fand es im Golf von Neapel in den Monaten October und November zwischen verschiedenen Algen und recht häufig auch im Auftrieb.

Der starre, in kleine Rechtecke getheilte Panzer des spindelförmigen Körpers war sehr zerbrechlich und zerfiel auch bei leichtestem

Druck sehr schnell in lange Plättchen, welche je 3—4 kleine Rechtecke enthielten.

Die Resultate meiner Messungen an mehreren Exemplaren sind folgende:

1. Ganze Länge des Körpers 135 μ
2. Größte Breite des Körpers 36 μ
3. Größter Durchmesser des Kerns 12 μ

8. *Stentor auricula* S. Kent.

(Taf. 25 Fig. 9—11.)

Stentor auricula, S. Kent, Vol. 2. p. 595. Pl. 30 Fig. 6, 7.
Stentor auricula, Gruber, p. 41. Fig. 42*a. b.*

Dies ist der dritte bis jetzt aus dem Meer bekannte *Stentor*, wenn er nicht mit *S. cucullus* O. F. M. identisch ist, was ich aber nicht feststellen konnte. Diese Art, welche S. Kent zum ersten Mal beschrieben hat, stammte aus dem Westminster-Aquarium, wo er sie zwischen Bryozoen gefunden hatte. In neuester Zeit fand Gruber das Thierchen im Hafen von Genua und studirte es näher. Im Golf von Neapel habe ich es im Monat November auch gefunden, und besonders zwischen Bryozoen in großer Menge, wodurch ich Gelegenheit hatte eingehendere Studien über seine Organisationsverhältnisse zu machen. Gruber giebt eine ziemlich ausführliche Beschreibung; ich hingegen erlangte während meiner Untersuchungen mehrere neue und interessante Daten, welche sich sowohl auf die äußere Form, als auch auf den Bau beziehen.

Über die allgemeine Körperform bemerkt Gruber bei den Exemplaren des Hafens von Genua nur so viel, dass dieselben in einigen untergeordneten Punkten von den von S. Kent abgebildeten Formen abweichen, und die Ursache hiervon findet er in der außerordentlichen Veränderlichkeit des Thierchens, was eigentlich bei den Stentoren allgemein bekannt ist. Gruber stellt den *Stentor auricula* in seinen Figuren cylindrisch dar, am hinteren Körpertheil aber enger und beim Peristom erweitert. Ich bin im Wesentlichen zu denselben Resultaten gekommen.

Die Cuticula ist mit feinen Erhebungen geziert wie bei *S. caeruleus*, auf deren Grund eine feine Cilie sich erhebt. Diese bilden schräglaufende Längsstreifen (Fig. 11). Am interessantesten sind aber jene Stäbchen, welche die Basis der Peristomwimpern bilden und schon von

Gruber beobachtet, aber nur kurz erwähnt worden sind. Sie sind von stark lichtbrechender Cuticulasubstanz und auf dem Peristom der Basis der großen Cilien in regelmäßiger Ordnung aufgelagert (Fig. 11). Ihre Form ist aber nicht so einfach, wie sie Gruber geschildert hat, weil alle in der Mitte gebogen sind, und von hier nach außen sich umbiegen und einen stumpfen Winkel bilden, um dem Spiel der Peristom-Cilien Raum zu geben (Fig. 9).

Den Körper bedecken feine und zahlreiche Cilien, welche in eng zusammenstehenden, schräglaufenden Längsreihen sich befinden und eine von vorn nach hinten gehende Strömung verursachen.

Das Peristom hat schon S. Kent recht charakteristisch beschrieben, Gruber aber giebt noch eine detaillirte Schilderung davon, der ich nichts zuzusetzen habe. In Bezug auf seine Cilien hingegen kam ich zu einem ganz abweichenden Resultate. Gruber bemerkt nämlich von ihnen nur so viel, dass sie viel größer seien als die übrigen Cilien, und in dieser Hinsicht hat er ganz Recht, aber ich kann nicht bestätigen, dass auf dem Peristom einfache Cilien seien. Die wirklich großen Cilien sind in der That keine einfachen Cilien, sondern halbmond- oder sichelförmige Membranellen (Sterki), welche aus breiterer Basis entspringend nach vorn allmählich sich zuspitzen und verjüngen (Fig. 10). Bei geringerer Vergrößerung und schnellen Bewegungen machen diese Membranellen in der That den Eindruck von Cilien, mit dem Unterschied, dass ihre Bewegungen schwächer aussehen. Dies hat für die Stentoren schon Sterki[1] und ganz neuerdings auch Gruber[2] angegeben.

Gruber konnte, wie er selbst erwähnt, die Mundöffnung nicht genau unterscheiden, und giebt desswegen keine Abbildung. Ich habe sowohl sie als auch den Schlund beobachtet und kann die Angaben S. Kent's bestätigen. Besonders gut konnte ich die langen, sich rückwärts in den Schlund schlängelnden Cilien unterscheiden.

Außer den Membranellen und Cilien der Mundöffnung konnte ich im Peristomraum auch eine sehr feine, an dem freien Rand abgerundete, undulirende Membran unterscheiden. Sie ist unter der Basis der Membranellen befestigt und ihre Insertionsstelle bildet den in der Basis des Peristoms sichtbaren hellen Ring. Ein ähnlicher Ring war schon von Claparède und Lachmann bei *S. Roeselii* als Ringkanal des Wassergefäßsystems beschrieben worden; Stein dagegen hält ihn für nichts

[1] Beitr. zur Morphologie der Oxytrichinen. Zeit. Wiss. Z. 31. Bd. 1878. p. 45.

[2] Zur Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. Nat. Ges. Freiburg 1886. 1. Bd.

weiter, als »den sich über das Peristomfeld erhebenden Theil der Körperwand« (p. 250).

Über die Structur und Beschaffenheit des Protoplasmaleibes und des Kerns im Allgemeinen wie im Einzelnen gelangte ich zu denselben Resultaten wie Gruber, unterlasse also die nähere Beschreibung und beschränke mich auf folgende Anmerkungen. Das Protoplasma ist in der Basis des Peristoms in allen Fällen viel körnchenärmer als in anderen Körpertheilen.

S. Kent giebt keine Notizen über die Anwesenheit der contractilen Vacuole und auch Gruber (p. 42) beschränkt sich auf folgende Bemerkung: »So gelang es auch mir nicht, die contractile Vacuole zu sehen, was aber bei einem marinen Infusorium nicht erstaunlich ist, da hier diese Organe, wie ich schon öfter zu bemerken Gelegenheit hatte, keine so große Rolle spielen wie bei den Süßwasserprotozoen«. Mir gelang es aber, die contractile Vacuole bestimmt zu beobachten; sie liegt auf der Bauchseite in der Nähe des Peristoms. Ihre Contraction geschieht aber nur nach längerer Zeit, auch zieht sie sich in diesem Fall nicht ganz zusammen, wie im Allgemeinen die contractilen Vacuolen der Süß- und Seewasser-Infusorien.

Ich habe bei vielen Exemplaren auch die ersten Anfänge der Theilung beobachtet, nämlich den an der linken Hälfte der Bauchseite sich erhebenden schmalen Längswulst, der dicht hinter dem Peristom, und zwar nahe am Peristomwinkel beginnt und in schräger Richtung hinten fast zur Mitte des Körpers hinabsteigt (Fig. 11).

Die Resultate meiner Messungen der verschiedenen Körpertheile sind folgende:

1.	Körperlänge	340—360 μ
2.	Breite des Peristoms	125—135 μ
3.	Größte Breite des Körpers	135—140 μ
4.	Größe der einzelnen Kerne	7—9 μ

Wie aus diesen Daten ersichtlich, ist der Körper am breitesten an der Basis des Peristoms, von wo er sich nach hinten allmählich verjüngt, nur in der Mitte ist er ein wenig breiter.

9. Codonella orthoceras Haeck.

(Taf. 25 Fig. 12.)

Codonella orthoceras, Haeckel, p. 567. Taf. 28 Fig. 10. — S. Kent, Vol. 2. p. 616. Pl. 31 Fig. 38.

Diese Art ist bis jetzt nur von einem einzigen Fundort bekannt, nämlich von Messina, wo Haeckel sie im Winter 1859 auf 1860 gefun-

den hat. S. Kent citirt nur die Haeckel'schen Daten und erwähnt keine neueren Fundorte.

Im Golf von Neapel habe ich die leere Schale dieser sehr schönen Tintinnode beobachtet, besonders im October und November sowohl zwischen Algen, als auch im Auftrieb. Meine Exemplare aber stimmen nicht in Allem mit denen von Messina überein. Während z. B. der Aufsatz bei letzteren nach der Beschreibung und Abbildung Haeckel's kegelförmig ist und sich von vorn nach hinten allmählich verjüngt, bildet er bei den hiesigen ein gerades Röhrenstück, dessen freier Rand krempenartig umgestülpt ist. Im Übrigen stimmen die Exemplare von Messina und von Neapel überein.

Die an verschiedenen Theilen der Schale gemachten Messungsresultate sind folgende:

1. Ganze Länge der Schale	216 μ
2. Länge des Aufsatzes	90 μ
3. Länge des Wohnfaches	81 μ
4. Länge der hinteren Spitze der Schale	45 μ
5. Durchmesser des Aufsatzes	45 μ
6. Durchmesser des Wohnfaches	72 μ

10. Codonella punctata n. sp.

(Taf. 25 Fig. 13.)

Concha corporis globosa, tuberculis parvis et cellulis numerosis ornata; collo brevi, tuberculis parvis ornato, margine libero prominente, crateriformi.

Die Schale gleicht im Allgemeinen der von *Codonella lagenula*, d. h. das Wohnfach ist kugelrund, der Aufsatz trichterförmig. Auf der Oberfläche des Wohnfaches sind dichtstehende kleine Kügelchen entwickelt, und zwischen diesen zerstreut liegen zellenförmige Körper, wie sie G. Entz von der Schale der *Codonella lagenula* beschrieb.

Die Oberfläche des trichterförmigen Aufsatzes ist ebenfalls mit dichtstehenden Kügelchen geziert, aber die zellenförmigen Körper fehlen ganz. Der erweiterte freie Rand des Aufsatzes bildet eine Krempe, von welcher ein zweiter umgekehrter Trichter sich erhebt. Auf der Oberfläche des letzteren sind unregelmäßige Kieselplättchen zerstreut.

Die ganze Länge der Schale ist 99 μ; die Länge des Wohnfaches und sein Durchmesser 63 μ; der kleinste Durchmesser des Aufsatzes

45 μ; der größte Durchmesser des Aufsatzes 63 μ: die Länge des Aufsatzes 63 μ.

Unter den bis jetzt bekannten Arten steht diese am nächsten der *Codonella lagenula*, von welcher sie sich aber in den Structurverhältnissen ihrer Schale und besonders ihres Aufsatzes sehr deutlich unterscheidet.

Die von mir beobachteten Exemplare stammen aus der Umgebung Capris.

11. Codonella annulata n. sp.

(Taf. 25 Fig. 15.)

Concha oblonga, cylindrica, annulis 4—5 ornata, postice acuminata, collo carente.

Die Schale ist conisch-glockenförmig, mit weiter Mündung, und spitzt sich am hinteren Ende mäßig lang zu. Die überall gleich dünne Grundsubstanz der Schale ist zwar hyalin, aber wegen der vielen eingelagerten kleinen eckigen Kieselplättchen nicht überall durchsichtig.

Die Schale scheint, wie auch bei *Codonella Urniger* Entz, aus 4 bis 5 gleich großen Ringen zusammengesetzt. Die oben erwähnten Kieselplättchen sind zwischen den Ringen zahlreicher als an anderen Stellen der Schale, gegen das hintere Ende aber etwas größer.

Die ganze Länge der Schale beträgt 72 μ; Durchmesser derselben 40 μ; die Länge der Spitze der Schale 9 μ.

Während diese neue Art einerseits durch die Form ihrer Schale der *Codonella beroidea* gleicht, erinnert sie andererseits durch die Structur derselben an die von G. Entz beschriebene *C. Urniger*, und zwar so augenfällig, dass sie ein Zwischenglied zwischen den beiden genannten Arten bildet.

Diese Form fand ich im Material von Capri.

12. Dictyocysta ovalis n. sp.

(Taf. 25 Fig. 14.)

Concha corporis ovata, cellulis parvis ovalibus undique ornata; collo brevissimo, fenestrato.

Die Schale gleicht in ihrer Form der *Codonella Lagenula*. Auf der Oberfläche des ovalen Wohnfaches sind dichtstehende, ovale Tüpfelporen entwickelt, welche überall gleichförmig und gleich groß sind.

Der Aufsatz ist auffallend klein, krümmt sich auf dem freien Rande

nach außen, und ist ähnlich wie bei *Dictyocysta Templum* von 7 Maschenlöchern durchbrochen. Die Löcher sind rechtwinkelig.

Die ganze Länge der Schale ist 72 μ; die größte Breite 45 μ, und die Öffnung des Aufsatzes 36 μ breit.

Ich fand einige Exemplare dieser Art im Januar des Jahres 1886 im Auftriebe.

Unter den bis jetzt bekannten Arten erinnert *D. ovalis* am meisten an *millepora*, unterscheidet sich aber von ihr dadurch, dass der Aufsatz bei *ovalis* von 7 Maschenlöchern durchbrochen ist, während bei *millepora* ein ähnlicher Fall noch unbekannt ist.

13. Dictyocysta mitra Haeck.

(Taf. 25 Fig. 16.)

Dictyocysta mitra, Haeckel, p. 563. Taf. 27 Fig. 4, 5. — S. Kent, Vol. 2. p. 625. Pl. 32 Fig. 25. 26. — G. Entz, **1.** p. 416. **2.** p. 211—212. Taf. 14 Fig. 22.

Diese schöne Art aus dem Golf von Neapel hat schon Entz beschrieben, er bemerkt aber: »ich traf kein einziges Exemplar an, welches in Bezug auf die Durchlöcherung mit der von Haeckel gegebenen Beschreibung und Abbildung übereinstimmt«. Eben desshalb gebe ich hier eine Abbildung und kurze Beschreibung der von mir beobachteten Form.

Die äußerst zierliche Schale dieser Tintinnode hat eine länglich-ovale Form und ist aus zwei Theilen zusammengesetzt: dem Wohnfach und dem Aufsatz. Letzterer ist aber nur wenig abgesondert und trichterförmig erweitert. Das ovale Wohnfach ist dort, wo der Aufsatz beginnt, ein wenig verengt, erweitert sich aber von hier und spitzt sich allmählich zu.

Das Wohnfach ist von polygonalen Maschenlöchern ganz durchbrochen. Diese sind auf dem oberen Theil des Wohnfaches am größten, nach unten verkleinern sie sich allmählich und werden endlich auf der hinteren Spitze ganz klein.

Der Aufsatz ist von 7 großen polygonalen Maschenlöchern mit abgerundeten oberen Ecken durchbrochen und gleicht in seinen feineren Structurverhältnissen ganz dem von G. Entz beschriebenen Aufsatz von *Dictyocysta mitra*.

Länge der Schale 63 μ; größte Breite des Wohnfaches 45 μ; Weite der Mündung des Aufsatzes 42 μ.

Beobachtung: Januar 1886 Golf von Neapel, im Auftrieb, aber nur sehr selten.

Die Vergleichung der von Haeckel und G. Entz gegebenen Beschreibungen und besonders der Abbildungen mit den meinigen zeigt, dass meine Exemplare in der allgemeinen Körperform und in den Structurverhältnissen der Schale, besonders des Wohnfaches ganz mit der von Haeckel bei Messina und Lanzarote entdeckten Grundform übereinstimmen und von den Exemplaren Entz' so stark abweichen, dass man diese letztere als eine selbständige Varietät, wenn nicht als neue Art betrachten kann, wie es auch G. Entz selbst vermuthete. Das einzige Merkmal hingegen, in welchem meine Exemplare mit denen von Entz übereinstimmen und von den Haeckel'schen abweichen, ist die Zahl der Maschenlöcher des Aufsatzes, welche bei den ersteren 7, bei letzteren 5 ist.

Neapel, 18. Januar 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 25.

Fig. 1. *Acineta livadiana* Mereschk.
- 2. *Acineta livadiana* Mereschk. Leere Hülle.
- 3. *Acineta trinacria* Grub. Kern.
- 4. *Acineta neapolitana* n. sp.
- 5. *Holophrya maxima* n. sp.
- 6. *Lagynus ocellatus* n. sp. Langgestrecktes Exemplar.
- 7. *Lagynus ocellatus* n. sp. Zusammengezogenes Exemplar.
- 8. *Lagynus ocellatus* n. sp. Krystallähnlicher Körper.
- 9. *Stentor auricula* S. Kent. Cuticulastäbchen des Peristoms.
- 10. *Stentor auricula* S. Kent. Peristom-Cilien.
- 11. *Stentor auricula* S. Kent. Das ganze Thierchen von der Bauchseite.
- 12. *Codonella orthoceras* Haeck.
- 13. *Codonella punctata* n. sp.
- 14. *Dictyocysta ovalis* n. sp.
- 15. *Codonella annulata* n. sp.
- 16. *Dictyocysta mitra* Haeck.

Sämmtliche Figuren sind mit Seibert Oc. 3 Syst. 5 gezeichnet; nur die Fig. 13 und 15 mit Seibert Oc. 3 System 3.

Zur Ontogenie der marinen Bryozoen.

Von

Dr. W. J. Vigelius

im Haag (Holland).

Mit Tafel 26 und 27.

Die Untersuchung, welche ich hiermit der Öffentlichkeit übergebe, wurde während meines Aufenthaltes in der Zoologischen Station zu Neapel im Herbste des Jahres 1884 angefangen und dann, freilich mit verschiedenen längeren Unterbrechungen, zu Hause fortgesetzt und beendigt. Sie umfasst die Entwicklung des Eies von *Bugula calathus* Norm. bis zu den Stadien, welche dem Festsetzen der Larve unmittelbar folgen. Von den übrigen Vorgängen bei der Metamorphose dieses Thieres hoffe ich später zu berichten.

In dem die ectoprocten Bryozoen behandelnden Kapitel seiner Vergleichenden Embryologie äußert sich Balfour folgendermaßen: »Obgleich die Entwicklungsgeschichte der Ectoprocta von einer ansehnlichen Zahl der angesehensten Naturforscher unseres Jahrhunderts bearbeitet worden ist, so bedürfen doch noch viele Punkte derselben gar sehr einer weiteren Aufklärung.« Dieser Satz wurde kurz nach dem Erscheinen des klassischen Werkes von Barrois (77) über die Entwicklung der Bryozoen ausgesprochen. Dasselbe behandelt bekanntlich die Entwicklung aller marinen Bryozoenabtheilungen, ist aber hauptsächlich den in der Formgestaltung so sehr abweichenden Larven dieser Thiere, so wie auch deren Metamorphose gewidmet.

Während die Arbeiten der früheren Autoren auf diesem Gebiete (siehe die Litteraturliste), wenn auch zum Theil sehr werthvolle, so doch fast nur zerstreute und unvollständige Notizen über die Entwicklung der marinen Bryozoen enthalten, gelang es Barrois, gestützt auf eine Reihe selbständig vorgenommener Untersuchungen und mit sorgfältiger Berücksichtigung der Litteratur ein sehr reichhaltiges Material

zusammenzubringen und ein den Umständen entsprechend möglichst vollständiges Werk zu liefern, worin nicht nur die Hauptgruppen der marinen Bryozoen, sondern auch alle ihre wichtigsten Familien ausführlich behandelt werden. Über die Vorgänge der Ontogenie enthält das Buch leider nicht viel; zwar wird bei verschiedenen Formen der Furchungsprocess so wie auch die äußere Gestalt einiger späteren Embryonalstadien besprochen, aber weiter wird nicht auf das Thema eingegangen, und auch in der Deutung der Larvenorgane stecken, wie Barrois später selbst anerkannt hat, verschiedene Fehler. Balfour's oben citirte Äußerung erschien damals also nicht unberechtigt.

Es ist nicht meine Absicht die zahlreichen Arbeiten über unseren Gegenstand, welche vor dem Erscheinen des Barrois'schen Werkes das Licht sahen, hier zu besprechen. Ich verweise hierfür auf die Litteraturliste und will nur hervorheben, dass unter diesen Schriften diejenigen von Nitsche (69), Schneider (69a), Claparède (70), Salensky (74) und Repiachoff (75a, 76) ein besonderes Interesse beanspruchen, weil sie, trotz der Irrthümer, welche sie enthalten, doch unsere Kenntnisse wesentlich gefördert haben. Dass viele dieser und anderer Abhandlungen, trotz ihrer guten Qualitäten, in Folge flüchtiger Beobachtung und verschiedener Auslegung des Gesehenen, zugleich eine nicht geringe Confusion herbeigeführt haben, wird wohl einem Jeden, der mit der Litteratur vertraut ist, bekannt sein. Ich erinnere nur an *Cyphonautes*!

Die nach 1877 publicirten Arbeiten über Entwicklung der marinen Ectoprocten stammen mit geringen Ausnahmen von Barrois und Repiachoff her, beides Forscher, welche sich besonders auf diesem Gebiete einen wohlverdienten Namen erworben haben. Barrois (79c) publicirte 1879 zum ersten Male eine vollständige Entwicklungsgeschichte eines marinen Bryozoon (*Lepralia unicornis*) und kam dabei zu ganz unerwarteten Resultaten, besonders in Bezug auf die Umbildung der Larve in das primäre Thier des Stockes, welche sich keineswegs als eine damals noch von den meisten Gelehrten aufrecht erhaltene Metagenese, sondern als eine wahre, jedoch complicirte Metamorphose ergab. Dann folgte 1882 von demselben Autor ein zweiter Aufsatz (82), worin Barrois, theils auf Grund früher (81) angestellter Untersuchungen (u. A. an *Pedicellina*), theils auf Grund neuer Beobachtungen, zu dem wichtigen Ergebnis gelangt, dass bei allen Bryozoen (incl. Lophopoden) eine Entwicklung mit Metamorphose stattfindet, welche in den wesentlichsten Punkten überall denselben Verlauf nimmt. Barrois zeigte, dass die ernährenden Organe des Erwachsenen, sei es auch

manchmal in sehr primitivem Zustande, schon im Larvenleben vorgebildet sind und also keineswegs durch Knospung aus einer inneren Zerfallsmasse hervorgehen.

Die Untersuchungen des russischen Forschers beziehen sich auf *Tendra* und *Cyphonautes*, so wie auf die Larven von *Lepralia* und *Bowerbankia*. Schon aus dem Jahre 1878 datirt eine Arbeit von Repiachoff (78), welche in hohem Grade unsere Aufmerksamkeit verdient, weil sie über Furchung und Bildung des Hypoblasts ausführlichen Bericht erstattet. Seine späteren Schriften sind zum größeren Theile kleine Notizen (78a, 79, 79a, 79b, 80) als vorläufige Mittheilungen zu einer größeren russisch geschriebenen Abhandlung (80a), worin der Bau der *Cyphonautes*-Larve, die späteren Entwicklungszustände von *Tendra* und die Ontogenie von *Bowerbankia* ausführlich geschildert werden. Repiachoff stimmt in dieser Arbeit den Ansichten von Barrois, was den Ursprung der Larvenorgane anlangt, im Großen und Ganzen bei.

Als einen der jüngsten Bryozoenforscher müssen wir endlich noch Ostroumoff anführen, der in zwei kurzen Notizen (85, 85a) im Zool. Anzeiger 1885 Larvenbau und Metamorphose, besonders von *Cyphonautes* bespricht und in einer demnächst erscheinenden Monographie über die Bryozoen von Sebastopol seine Resultate niederzulegen beabsichtigt. Außerdem sind noch neue embryologische Arbeiten von Barrois, welche schon 1882 vom Verfasser angekündigt wurden, in Vorbereitung.

Es fragt sich nun, ob der oben citirte Balfour'sche Satz auch heutigen Tages noch Geltung besitzt oder ob durch die genannten Untersuchungen das Thema so ziemlich seine Erledigung gefunden hat. Ich glaube wohl mit Sicherheit behaupten zu können, dass Letzteres keineswegs der Fall ist, und dass wir noch weit davon entfernt sind über die Entwicklung der marinen Bryozoen das letzte Wort gesprochen zu haben. Die hervorragendsten Forscher auf diesem Gebiete, welche den Gegenstand und die Schwierigkeiten der Untersuchung natürlich am besten beurtheilen können, werden mir dies wohl sofort zugeben und erkennen, dass Manches noch einer näheren Bestätigung und weiterer Ausarbeitung bedarf. Von diesem Gesichtspunkte aus möchte diese Arbeit vielleicht nicht ganz nutzlos sein. Ich habe mich bestrebt, die Entwicklung der *Bugula*-Larve und die ersten Vorgänge der Metamorphose so genau wie möglich zu studiren, und hoffe, wie schon oben betont wurde, über die nachfolgenden Stadien der Entwicklung, wozu mir ein ziemlich ausgiebiges Material zur Verfügung steht, später berichten zu können.

Schon an dieser Stelle will ich hervorheben, dass ich in den wesentlichsten Punkten den Ansichten von Barrois beipflichten muss. Für die vielen Lücken, welche die Arbeit enthält, bitte ich freundlichst um Nachsicht.

Litteratur.

Es folge hier eine Liste mit den wichtigsten Angaben über die Embryologie der marinen Ectoprocten. Dieselbe darf durchaus nicht auf Vollständigkeit Anspruch erheben, da viele älteren Autoren keine Erwähnung gefunden haben. Dagegen haben die Arbeiten aus den letzten fünfzehn Jahren — als die wichtigsten — besondere Berücksichtigung gefunden. Die Titelnummern, welche auch in dem Text vorkommen, bezeichnen das Jahr, worin die betreffenden Arbeiten publicirt worden sind. Zugleich ist diese Liste eine chronologische, wodurch sie, glaube ich, an Brauchbarkeit gewinnt.

45. Reid, J., Anatomical and physiological observations on some Zoophytes. Ann. Mag. N. H. Vol. 16. 1845.

47. Dalyell, J. G., Remarkable Animals of Scotland 1847.

63. Claparède, Ed., Beobachtungen über Anatomie und Entw.-Geschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig 1863.

65. Smitt, F. A., Om Hafs-Bryozoernas Utveckling och Fettkroppar. Öfvers. Kongl. Vet. Akad. Förhandlingar. 1865. No. 1.

69. Nitsche, H., Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte einiger chilostomen Bryozoen. Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1869.

69a. Schneider, A., Zur Entwicklung und systematischen Stellung der Bryozoen und Gephyreen. Arch. Mikr. Anat. 5. Bd. 1869.

69b. Metschnikoff, E., Über Metamorphose einiger Seethiere. Göttinger Nachrichten. 1869.

70. Claparède, Ed., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Seebryozoen. Zeit. Wiss. Z. 21. Bd. 1870.

71. Metschnikoff, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger niederen Thiere. 5. Seebryozoen. Bull. Acad. Sc. Pétersbourg. Tome 15. 1871.

72. Allman, G. J., On the structure of *Cyphonautes*. Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 12. 1872.

74. Salensky, W., Untersuchungen an Seebryozoen. Zeit. Wiss. Z. 24. Bd. 1874.

75. Barrois, J., Des formes larvaires des Bryozoaires. Compt. Rend. Tome 81. 1875.

75a. Repiachoff, W., Zur Entwicklungsgeschichte der *Tendra zostericola*. Zeit. Wiss. Z. 25. Bd. 1875.

76. Repiachoff, W., Zur Naturgeschichte der chilostomen Seebryozoen. Ibid. 26. Bd. 1876.
77. Barrois, J., Recherches sur l'Embryologie des Bryozoaires. Lille 1877.
77a. Joliet, L., Contribution à l'histoire des Bryozoaires des côtes de France. Arch. Z. Expér. T. 6. 1877.
77b. Hatschek, B., Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. Zeit. Wiss. Z. 29. Bd. 1877.
78. Repiachoff, W., Über die ersten embryonalen Entwicklungsvorgänge bei *Tendra zostericola*. Ibid. 30. Bd. Supplem. 1878.
78a. Idem. Zur Kenntnis der Bryozoen. Z. Anzeiger No. 10. 1878.
78b. Barrois, J., Du développement des Bryozoaires Chilostomes. Compt. Rend. Tome 87. 1878.
79. Repiachoff, W., Zur Embryologie der *Tendra zostericola*. Z. Anzeiger No. 20. 1879.
79a. Idem. Bemerkungen über *Cyphonautes*. Ibid. No. 39. 1879.
79b. Idem. Zur Embryologie der *Bowerbankia*. Ibid. No. 45. 1879.
79c. Barrois, J., Mémoire sur la métamorphose des Bryozaires. Ann. Sc. N. Tome 9. 1879—80.
80. Repiachoff, W., Zur Kenntnis der *Bowerbankia*-Larven. Z. Anzeiger No. 56. 1880.
80a. Idem. Zur Morphologie der Bryozoen. Schriften Neuruss. Naturf. Ges. Bd. 6. 1880. (Russisch.)
80b. Balfour, Fr. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. 1. Bd. 1880. Deutsch von B. Vetter.
80c. Hincks, Thom., A History of the British marine Polyzoa. London 1880.
81. Barrois, J., Métamorphose de la Pédicelline. Compt. Rend. Tome 92. 1881.
82. Idem. Embryogénie des Bryozoaires. Essai d'une théorie générale du développement basée sur l'étude de la métamorphose. Journ. Anat. Phys. Paris. Tome 18. 1882.
85. Ostroumoff, M. A., Note sur la métamorphose du *Cyphonautes*. Z. Anzeiger No. 192. 1885.
85a. Idem. Extrait de l'oeuvre sur la Morphologie des Bryozoaires marines. Ibid. No. 206. 1885.

Name der untersuchten Species.

Die Species, an der vorstehende Untersuchungen angestellt wurden, ist in der Zoologischen Station zu Neapel allgemein unter dem Namen *Bugula flabellata* Thomps. bekannt. Bei genauerer Betrachtung des Habitus und des Baues stellte sich aber heraus, dass diese Art vielmehr den Charakteren der von Norman[1] beschriebenen *Bugula calathus* entspricht. Waters[2] führt in seiner Liste der Bryozoen von Neapel drei *Bugula*-Species an, unter welchen *B. avicularia* Pall. forma

[1] Norman. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 8. p. 218. pl. 6 Fig. 3—8.

[2] Waters, A. W., Bryozoa of the Bay of Naples. Ann. Mag. N. H. (5) Vol. 3. 1879.

flabellata Thomps. Diese Form (vgl. auch Smitt[1]) ist wohl sicher mit *B. flabellata* J. V. Thompson identisch. Da nun in dem kürzlich erschienenen Anhang[2] zu der obengenannten Liste von Waters keine anderen Bryozoenspecies erwähnt werden, so halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass dieser Autor die von mir als *Bugula calathus* Norm. bezeichnete Art mit *B. flabellata* Thomps. identificirt hat. Wenn auch die Unterschiede zwischen *B. flabellata* Thomp. und *B. calathus* einen untergeordneten Werth beanspruchen mögen, so sind sie nach Hincks (80c), der auf diesem Gebiete wohl als Autorität gilt, doch groß genug, um beide Formen als gesonderte Species zu trennen. »I confess that I rank this beautiful form as a distinct species with some hesitation. It may be a question whether, in the face of its essential agreement with *B. flabellata* in all the leading structural points, the differences which it undoubtedly exhibits, should be regarded as more than varietal. In the absence however of intermediate forms it seems right to give it a separate name.« (Id. p. 84.)

Ich will hier kurz die Gründe für meine Ansicht anführen. 1. Der Habitus des Stockes. Dieser deckt sich vollkommen mit der von Hincks für *B. calathus* gegebenen Diagnose: »Zoarium composed of a number of dichotomously divided branches, springing from a fibrous base and spreading out regularly on all sides, so as to form a shallow cup. (p. 82)...« The differences between the present species and *B. flabellata* are almost entirely confined to habit and mode of growth. The zoarium of the former is shaped like a shallow cup, perfectly simple and *without any trace of convolution*; the shoots or branches which compose it are shorter, and divided into a much smaller number of segments, than those of the latter; *the growth is more spreading* than that of *B. flabellata*, *the shoots of which are stout, erect and much divided.*« (p. 83). 2. In den Größenverhältnissen des Stockes kommt unsere Form *B. calathus* viel näher als *B. flabellata* (s. Hincks op. cit. p. 82 und die Abbild. Tafel 11). Ähnliches gilt auch 3. für die Avicularien und 4. für die Ovicellen. Über Erstere sagt Hincks in seiner Beschreibung von *B. calathus*: »the beak short in proportion to the head, bent, *but not very abruptly* (as in *B. flabellata*) at the point«. Die Brutkapseln sind, wie bei *B. calathus*, im Verhältnis zu den Dimensionen des Geschlechtsthiers größer als bei *B. flabellata*. 5. Auch die Gestalt der Individuen,

[1] Smitt, F. A., Kritisk förteckning öfver Skandinaviens Hafs-Bryozoer. in Öfvers. Kongl. Vet. Akad. Förhandl. 1877. No. 5.

[2] Waters, A. M., On the use of the Avicularian Mandible in the Determination of the Cheilostomatous Bryozoa. Journ. Roy. Micr. Soc. (2) Vol. 5. 1885.

von der Neuralseite betrachtet, schließt sich den bei *B. calathus* (s. Hincks Taf. 11) vorkommenden Verhältnissen sehr eng an, indem die Breite nicht überall dieselbe ist wie bei *B. flabellata*, sondern ungefähr in der Mitte ihr Maximum erreicht.

Wichtig für die Unterscheidung der beiden Arten ist nach Hincks die Farbe des lebenden und des getrockneten Stockes. »The colour of the two, when dried, presents a striking contrast. When living *B. calathus* is of a light straw-colour, when dried of a yellowish horn colour. ...When dried *B. flabellata* may at once be recognized by its ashy colour; when living it is of a very delicate flesh colour.« Was den letzteren Punkt anlangt, so decken sich meine Beobachtungen nicht ganz mit denen des gelehrten englischen Autors. Erstens muss ich hervorheben, dass die Farbe des im Golfe so häufig vorkommenden Thierstockes ziemlich variirt, je nach dem Zeitpunkt, den man zur Untersuchung wählt. Während der Reifung der Geschlechtsproducte und der Embryonalentwicklung besitzen nämlich fast alle Thiere einen gut entwickelten Ernährungsapparat, und in Folge dessen hat der Stock ein gelbbraunes Aussehen; ist aber die Geschlechtsperiode vorbei, so unterliegen die betreffenden Organe der meisten Thiere einer Histolysis und verwandeln sich dabei in die wohl bekannten braunen Körper. Der Stock nimmt dann eine mehr strohgelbe Farbe an. Über die Farbe der getrockneten Colonien kann ich leider nichts berichten, da ich damals versäumt habe, hierüber Versuche anzustellen. Die conservirten und nachher getrockneten Colonien sind sehr schwach gelblich.

Die betreffende Species gehört gewiss zu den häufigsten *Bugula*-Arten — ja, ich möchte fast sagen, zu den häufigsten Bryozoen — welche im Golfe von Neapel leben. Trotz der Cholera-Epidemie, welche damals die Fischerei fast ganz zum Stillstand brachte, hatte ich, Dank sei den Sorgen des Herrn Salvatore Lobianco, ein ausgiebiges Material zur Verfügung, welches zum größeren Theile aus der unmittelbaren Nähe der Station stammte. Ich fand die Colonien manchmal in großer Menge auf Ascidien (z. B. *Styela gyrosa* Hell., auf Anneliden-röhren (u. A. *Spirographis Spallanzanii*), so wie auf Steinen und anderen marinen Gegenständen. Während der Monate September und October entwickelten die Thiere eine große Menge Embryonen; im November fand eine Abnahme des Geschlechtslebens statt und im December schien sich dasselbe wiederum zu steigern, so dass ich vermuthe, dass die Geschlechtsperiode sich einige Male im Jahre wiederholt.

Untersuchungsmethoden.

a. Eier und Embryonen. Zur Untersuchung der Eier und Embryonen benutzte ich sowohl frisches als conservirtes Material. Zur Conservirung brauchte ich Alkohol und Sublimatlösung (kalt und warm). Die mit letzterer Flüssigkeit fixirten Colonien verweilten zur Entfernung der bei der Untersuchung sehr störenden Sublimatkrystalle (nach P. Mayer) längere Zeit in einer schwachen Jod-Alkohollösung (Alk. 70%) und wurden dann in Alkohol von 90% weiter gehärtet. Als Färbungsmittel versuchte ich Alauncarmin und alkoholisches Boraxcarmin, zog aber den letzteren Farbstoff vor. Die hiermit gefärbten Objecte müssen längere Zeit im angesäuerten Alkohol verweilen, da dieser die in den Brutkapseln befindlichen Embryonen schwer durchdringt. Auf die conservirten gefärbten Colonien wurden dann zwei Untersuchungsmethoden angewandt. Die eine Methode, nach welcher die Embryonen mit Hilfe fein geschliffener Nadeln unter dem Mikroskope aus den Ovicellen präparirt wurden[1], — hierbei lieferte das Bild-umkehrende Prisma von Zeiss ausgezeichnete Dienste —, setzte mich in den Stand die Furchung, die Gestalt der verschiedenen Embryonalstadien und schließlich auch Einiges von der inneren Organisation zu studiren: doch muss ich hervorheben, dass solche Präparate, auch wenn sie gut gefärbt und in Nelkenöl aufgehellt sind, weit davon entfernt sind über die Einzelheiten vollkommenen Aufschluss zu geben. Im Gegentheil: das reichlich vorhandene braune Pigment so wie noch andere Umstände erschweren die Untersuchung ungemein und machen die Anwendung der Schnittmethode absolut nothwendig. Zu diesem Zwecke wurden die Colonien mit Salpetersäure entkalkt, jedoch nicht ganz, da sonst die Segmente zusammenfallen, ein Umstand, der sowohl für die Untersuchung als für die Orientirung sehr unvortheilhaft ist. Als Lösungsmittel für Paraffin benutzte ich Chloroform und Toluol (von Holl[2] empfohlen): ich ziehe letztere Flüssigkeit vor, weil sie schneller durchdringt und keine Schrumpfung verursacht. Zur besseren Orientirung wurden vor der

[1] Zu diesem Zwecke wurden die mit Embryonen versehenen Segmente mittels Gelatinelösung an die untere Wand eines Glasschälchens fixirt und mit einer dünnen Schicht Alkohol übergossen. Passend werden diese Colonien vorher theilweise entkalkt, da alsdann die Kapselwände bei der Nadelberührung leichter springen. Trotzdem ist es ziemlich schwer, die größeren Embryonen ganz intact aus der Kapsel zu isoliren, da sie der Kapselwand immer mehr oder weniger fest anhaften.

[2] Z. Anzeiger No. 192. 1885.

Einbettung von den Objecten genaue Skizzen mit der Camera angefertigt, was um so erwünschter war, als die Embryonen innerhalb der Brutkapseln eine sehr verschiedene Lage haben können.

b. Larven. Zur Erhaltung der Larven wurden die geschlechtsreifen Colonien, nach wiederholtem Abspülen[1], in niedrige breite Cylindergläser übertragen, worin das zuvor sorgfältig gereinigte Meerwasser mittels eines schwachen gegen die Seite des Glases gerichteten Wasserstromes fortwährend kühl gehalten wurde. Die Larven, welche in den Monaten September und October gewöhnlich alle vier oder fünf Tage Morgens, meistens in großer Zahl zugleich ausschwärmen und sich besonders an der dem Lichte zugekehrten Wand des Glases massenhaft ansammeln, wurden theilweise lebendig unter dem Mikroskope untersucht, um ihren Bau, ihre Bewegungserscheinungen so wie auch die Vorgänge der Metamorphose zu studiren. Ein zweiter Theil wurde mittels einer Pipette in andere ähnlich eingerichtete Cylindergläser transportirt, wo sie sich ungestört festsetzen und weiter entwickeln konnten. Diese Gläser wurden sehr genau beobachtet, um eine möglichst vollständige Reihe Entwicklungsstadien des Primärthiers sammeln und conserviren zu können. Ein dritter Theil der Larven endlich wurde zur weiteren Untersuchung conservirt. Als Fixirungsmittel kamen in Anwendung: Osmiumsäure 1%, Pikrinschwefelsäure und Sublimatlösung; doch erhielt ich mit letzterer Flüssigkeit, und zwar im kochenden Zustande, die besten Resultate. Die lebenden Larven wurden mittels einer Pipette in eine geringe Quantität der kochenden Sublimatlösung (gesättigten Lösung in Süßwasser) transportirt und darin kurze Zeit belassen. Dann wurden sie im Süßwasser abgespült und von da in Alkohol von 40% und 70% übertragen. Nachher kamen sie in die Jod-Alkohollösung und schließlich in Alkohol von 90%. Als Farbstoff benutzte ich alkoholisches Boraxcarmin. Theilweise wurden sie in Nelkenöl in toto untersucht, theilweise zum Schneiden vorbereitet und nach Angabe von Fol[2] erst in ein Gemisch von Nelkenöl und Alk. absol., dann in reines Nelkenöl und endlich in Terpentinöl übertragen, dem allmählich Paraffin zugesetzt wurde. Es wurde hier Chloroform als Lösungsmittel für Paraffin vermieden, weil die äußerst kleinen Larven auch nach Bei-

[1] Es ist unmöglich, die Colonien vollkommen rein zu bekommen. Es haftet zwischen den Stacheln, Ovicellen und Avicularien immer viel Schmutz und die Oberfläche ist meistens mit einer großen Anzahl *Zoothamnium*-Colonien besetzt.

[2] Fol, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. 1. Lieferung 1884. p. 120.

fügung von Äther in dieser Flüssigkeit zu stark umherschwimmen[1]. Die Durchtränkung mit Paraffin ging auf dem Wasserbade in einem tiefen Uhrschälchen vor sich, welches zur besseren Erkennung der Larven unten weiß angestrichen war. Zur Einbettung wurden die Larven nach längerem Aufenthalt in der Paraffinlösung in die Mitte zusammengetrieben und dann zu 5—10 Stück mit Hilfe einer weiten, vorher erwärmten dickwandigen Pipette auf eine mit Glycerin eingeriebene Glasplatte gebracht. Die kaum erstarrten Paraffinperlen wurden dann in Wasser geworfen und nachher geschnitten. Diese Methode führt zwar nicht immer, aber doch in den meisten Fällen zum Ziele. Sie erfordert aber selbstverständlich eine gründliche vorhergegangene Orientirung.

Alle Schnittpräparate wurden mit dem Jung'schen Mikrotom angefertigt. Durchschnittlich erhielt ich durch jede gut eingebettete Larve 35—45 Schnitte. Ich brauche wohl kaum zu betonen, dass die Schnitte mittels der Schellackmethode auf den Objectträger aufgeklebt wurden.

A. Ovarium. Reifung des Eies.

Uber die erste Anlage des weiblichen Geschlechtsorganes kann ich leider bis jetzt nichts Sicheres mittheilen. Vermuthlich erfolgt der Randknospungsprocess während der Geschlechtsperiode nicht so rasch wie sonst, denn der Übergang zwischen den jüngsten Knospen und den nahezu erwachsenen Thieren ist ziemlich schroff.

Die meisten von mir untersuchten Randknospen hatten schon einen in Entwicklung weit vorgeschrittenen Ernährungsapparat und besaßen ein junges Ovarium[2], welches deutlich differenzirte Eizellen enthielt und bereits die ersten Entwicklungsphasen durchgemacht hatte. Trotzdem glaube ich als sehr wahrscheinlich hinstellen zu können, dass sich bei unserer *Bugula* die Anlage des Eierstockes so wie die Entstehung der Eier den bei *Flustra membranaceo-truncata* auftretenden und von mir[3] beschriebenen Verhältnissen sehr eng anschließt, weil die

---

[1] Über Toluol bei der Einbettung von Larven habe ich bis jetzt keine Erfahrung.

[2] Ähnliches wurde u. A. von Claparède (70) bei *B. avicularia* beobachtet.

[3] Vigelius, Die Bryozoen gesammelt während der dritten und vierten Polarfahrt des »Willem Barents« in den Jahren 1880 und 1881. in: Bijdrage tot de Dierkunde uitgegeven door het genootschap Natura Artis Magistra te Amsterdam. 11. Aflev. Tj. v. Holkema 1884.

jüngsten von mir gesehenen Ovarien in Bau und Lagerungsverhältnissen mit denen von *Flustra* eine große Übereinstimmung darbieten. Falls diese Ansicht richtig ist, so ist auch hier das Ovarium ein Product des mesenchymatösen Parenchymgewebes und entsteht als eine ganz locale Wucherung Anfangs indifferenter Zellen, von welchen einige sich in junge Eizellen umbilden. Zu Gunsten dieser Ansicht spricht auch die Beobachtung Nitsche's (69), nach welcher bei *Bugula* die jungen Eier »durch Knospung der Endocyste (= Parietalschicht des Parenchymgewebes mihi) nach innen« hervorgehen. Auch Claparède's Beobachtungen an *B. avicularia* (70) sind hiermit in Einklang.

Die jüngsten von mir beobachteten Ovarien zeigten entweder einen deutlichen Zusammenhang mit der Parietalschicht der Neuralwand des Geschlechtsthiers, oder sie lagen derselben dicht an. Ich fand die meisten ungefähr in der Mitte der Längsachse des Thieres, rechts oder links von dem Ernährungsapparat und fast immer in der Nähe einer der Seitenwände.

Im Inneren bemerkt man zwei oder mehrere größere Eizellen, welche eine rundliche Gestalt besitzen (Fig. 40 und 41). Ihre Lage ist nicht immer dieselbe, doch werden sie durchweg schon frühzeitig von den übrigen viel kleineren Zellen des Eierstocks umgeben. Diese bilden, wie bei *Flustra*, einen Follikelsack, der auch hier während des später eintretenden Reifungsprocesses wiederum zum größten Theile verschwindet. Ähnliches fand auch Smitt (65), wie ich glaube, bei *Lepralia Peachii*[1].

Der Follikelsack von *Bugula* unterscheidet sich auffallend von dem bei *Flustra* vorhandenen durch seine geringere Ausbildung und die spärlichere Zahl der ihn aufbauenden Zellen. Diese sind nicht wie bei letzterer Species[2], cylindrisch und dicht neben einander angeordnet, sondern klein, abgeplattet und besonders in den älteren Ovarien mehr unregelmäßig zerstreut. Man vergleiche hierzu die Fig. 39 Taf. III und Fig. 72 Taf. V meiner *Flustra*-Monographie mit den diese Abhandlung begleitenden Figuren 3, 4, 40 und 41.

---

[1] »Allt efter som ägget tillväxer, förminskas fettkroppsmassan omkring det, till dess det ligger fritt uti kropps-kaviteten« loc. cit. p. 17. Ich glaube annehmen zu müssen, dass die hier beschriebene »fettkroppsmassa«, zum Theil wenigstens, meinem Follikelsack entspricht. Aus dem Satz: »I det första stadium, hvari ägget här synes, ligger det uti djurhuset inbäddadt i en lös fettkroppsmassa, *samlad längs sidan af kropps-kaviteten*« so wie auch aus den Figuren ist dies aber wenig klar.

[2] Der Follikelsack von *Scrupocellaria* scheint nach der Beschreibung und Abbildung von Smitt (65) demjenigen von *Flustra* sehr ähnlich zu sein.

Die Anzahl der im Ovarium enthaltenen Eizellen wechselt. Häufig giebt es deren zwei (Fig. 40), doch können, in Übereinstimmung mit Joliet's (77 a) Angaben über *Bugula avicularia*, auch mehrere vorhanden sein. Das Ovarium, von dem Fig. 27 einen Durchschnitt darstellt, enthielt vier Eier, von denen auf dem Schnitt nur drei getroffen sind. In Fig. 41 ist ein junges Ovarium mit vier Eiern abgebildet.

Die jungen runden Eier besitzen ein großes von dem umgebenden Dotter scharf abgegrenztes Keimbläschen, welches Anfangs eine kugelförmige, später oft eine mehr längliche Gestalt besitzt (Fig. 1, 27, 42). Anfangs liegt es ungefähr in der Mitte der Eizelle, nachher nimmt es aber durchweg eine mehr excentrische Lage ein. Öfters fand ich Bilder, auf denen das Kerngerüst des Keimbläschens deutlich zu sehen war, wie dies auch von Repiachoff (80 a) in seiner *Bowerbankia*-Arbeit Fig. 1 Taf. 3 abgebildet worden ist. Das Keimbläschen enthält ausnahmslos einen großen rundlichen Keimfleck (s. d. Figg.), der sich, im Gegensatz zu dem Keimbläschen, mit Alaun- und Boraxcarmin sehr intensiv färbt. Innerhalb dieses Gebildes liegen entweder eine größere oder mehrere kleinere rundliche Flecken, welche keinen Farbstoff aufnehmen, und, den Angaben Repiachoff's (78) entsprechend, als Vacuolen zu deuten sind. Ich habe ihrer schon in meiner *Flustra*-Arbeit Erwähnung gethan.

Der Dotter des Eies ist körnig und enthält braunes Pigment. Auf Schnitten durch reifende Eier fand ich ihn oft rings um das Keimbläschen angehäuft, so dass, bei excentrischer Lage des Letzteren ein Theil des von der feinen Eimembran umschlossenen Raumes leer erschien (Fig. 1, 27).

Im Anfang besitzen die Eizellen ungefähr dieselben Dimensionen. Dieser Zustand ändert sich aber und, indem der Kampf ums Dasein beginnt, tritt ein merkbarer Größenunterschied auf. Enthält das Ovarium zwei Eizellen, so nimmt die eine, welche unter den günstigsten Bedingungen steht, rasch an Größe zu, während die andere in der Entwicklung zurückbleibt (Fig. 3, 4). Sind in dem Ovarium mehrere Eizellen vorhanden, so ist der Unterschied zwischen den kleineren und größeren Eiern ebenfalls sehr merklich (Fig. 27), und besitzen gewöhnlich sämmtliche Eier verschiedene Dimensionen. Mit dem Wachsthum verlieren die Eier ihre runde Gestalt und nehmen dann, in Folge des gegenseitigen Druckes manchmal die Form eines Halbmondes oder eines Quadranten an (Fig. 27). Dies gilt besonders für diejenigen Ovarien, welche mehrere Eizellen enthalten.

Die Wachsthumsvorgänge des Eierstocks scheinen, wie bei *Flustra*,

in der Regel darauf hinauszulaufen, dass nur eines der Eier die Reife erlangt und befruchtet wird, während die übrigen mehr oder weniger nach der Peripherie zurückgedrängt werden und, wenigstens während der Reifung des bevorzugten Eies, eine passive Rolle spielen. Niemals sind mir bis jetzt zwei oder mehrere vollkommen reife Eier in der Leibeshöhle eines Geschlechtsthieres zu Gesicht gekommen. Doch scheint dies unter gewissen (jedoch ohne Zweifel seltenen) Umständen der Fall sein zu können, da ich bisweilen innerhalb einer Brutkapsel zwei ungefähr gleich große und gleich entwickelte Embryonen antraf. Auch scheint es mir nicht unmöglich, dass wenn mehrere Eier im jungen Ovarium vorhanden sind, während des Reifungsprocesses einige der in Entwicklung zurückgebliebenen Eier zu Grunde gehen, denn in den älteren Ovarien, wo das reife Ei im Begriff ist selbständig zu werden, ist die Zahl jener Eier fast immer auf eins, selten auf zwei reducirt. Diese liegen dann mit dem Rest des Follikels, dessen Elemente, wie schon gesagt, mit der Reifung des Eies abnehmen und wahrscheinlich als Nahrung verbraucht werden, dem reifenden Ei dicht an.

Während der beschriebenen Vorgänge hat das Ovarium die Verbindung mit der neuralen Parietalschicht aufgegeben und liegt entweder frei in der Leibeshöhle oder es wird von einem diese durchsetzenden Parenchymstrang fixirt[1]. Öfters sah ich als Bestätigung meiner Beobachtung an *Flustra*, dass der Follikelrest mit der stationären Eizelle, resp. Eizellen) sich von dem reifen Ei absondert und sich gegen die Wand der Leibeshöhle zurückzieht (Fig. 42). Ich vermuthe, dass diese Erscheinung Regel ist, und dass der Ovarialrest sich unter Umständen wiederum zu einem neuen Ovarium auszubilden vermag; doch kann ich hierfür keine weiteren Belege beibringen.

Die reifen, braun pigmentirten Eier sind kleiner als diejenigen von *Flustra membranaceo-truncata*. Meistens haben sie eine rundliche oder ellipsoidische Gestalt (Fig. 1), doch können sie auch in Folge des Druckes der umliegenden Organe mehr oder weniger abgeplattet sein. Eine deutlich bilateral-symmetrische Form und ventrale Abplattung des reifen Eies, welche von Repiachoff (78) bei *Tendra* beobachtet wurden, habe ich bei *Bugula* vermisst. Nach ihm sollen die drei Körperachsen des reifen Eies denjenigen der ausgebildeten Larve entsprechen.

[1] Joliet (77a) will die Entstehung der Eier aus dem Funiculus beobachtet haben. Ich bestreite die Möglichkeit dieser Genese nicht, jedoch scheint mir dieser Punkt von untergeordneter Bedeutung, da meiner Ansicht nach Parenchymstränge und Parietalschicht (Endosarc und Endocyste Aut.) genetisch und histologisch eng zusammengehören.

Hat das Ei sich einmal selbständig gemacht, so wandert es neuralwärts von der Tentakelscheide durch die Leibeshöhle der Ovicelle entgegen und wird schließlich in dieselbe aufgenommen. Da die meisten Geschlechtsindividuen zugleich Eier und Spermatozoiden entwickeln, so glaube ich annehmen zu müssen, dass hier die Befruchtung in der Regel eine innere ist und innerhalb der Leibeshöhle vor sich geht. Auch Hincks (80c) fand das reife Ei von *Bugula avicularia* in der Leibeshöhle ringsum von Spermatozoen umgeben.

Für weitere Litteraturangaben über das weibliche Geschlechtsorgan bei den Bryozoen verweise ich auf meine oben citirte Monographie.

Die Brutkapsel.

Bevor wir die Entwicklungsvorgänge des befruchteten Eies näher verfolgen, wird es passend sein, einige Bemerkungen über Entwicklung und Bau der Ovicellen einzuschalten. Diese bilden sich bekanntlich bei *Bugula*, wie schon Reid (45) beschrieben hat, als äußere Anhänge am distalen Pole des Geschlechtsthiers und sind nach dem von Nitsche (69) bei *Bicellaria* beschriebenen Typus gebaut.

Die Brutkapsel erscheint etwas später als das Ovarium. Es entstehen von der freien Distalwand des Geschlechtsthiers aus zwei Ausstülpungen, welche schon von vorn herein eine verschiedene Gestalt und Größe besitzen und nach Nitsche's Angaben über *Bicellaria* aus einer kleinen Anschwellung hervorgehen sollen. Die eine Ausstülpung, welche der Opercularseite des Stockes zugekehrt liegt, wollen wir von jetzt an als Ovicellblase bezeichnen. Sie hat, wie der Name andeutet, die Gestalt einer Blase und ist kleiner als die andere Ausstülpung, welche neuralwärts ihr anliegt und eine mehr sackförmige Gestalt besitzt. Dieser Sack fängt nun bald an, sich nach der Opercularseite hin zu krümmen und die Blase zu umwachsen, wodurch er die Gestalt eines Helmes gewinnt (Fig. 29).

In dem Basalabschnitt der Ovicelle liegen Helm und Blase dicht an einander: weiter hinauf bleibt Anfangs zwischen beiden Gebilden ein großer Raum frei, der vorn mit dem umgebenden Medium in offener Verbindung steht. Indem nun aber der Helm, der sich Anfangs hoch über die Blase hinaus erhebt, in der oben angedeuteten Richtung weiter wächst und zugleich hiermit eine stärkere Krümmung erfährt, wird diese Communication immer kleiner, so dass, wenn der Rand des Helmes sich dicht an die Außenseite der Blasenwand angelegt hat, der zwischen Blase und Helm befindliche Raum nach außen vollkommen

abgeschlossen ist. Dieser Raum, welcher sich, in Folge der Annäherung von innerer Helmwand und Blase, inzwischen bedeutend verkleinert hat (Fig. 12), ist bestimmt das Ei aufzunehmen und stellt also den Brutraum dar. Den Übergang des Eies in die Brutkapsel habe ich trotz vieler Bemühungen niemals beobachtet. Ohne Zweifel passirt dasselbe durch einen im Basaltheil der Ovicelle zwischen Helm und Blase frei bleibenden Spaltraum, welcher mit der Leibeshöhle des Geschlechtsthiers in offener Verbindung steht. Über den Weg des Eies kann, wenn man die Wände der Blase und des Helmes genau verfolgt, kein Zweifel existiren, jedoch habe ich auf Schnitten vergeblich nach der betreffenden Communication mit der Leibeshöhle gesucht, da an dieser Stelle die Wände von Helm und Blase sowohl vor als nach Übertritt des Eies so dicht an einander liegen, dass sie scheinbar eine Wand bilden (Fig. 10, 12).

Die Innenseite des Helmes und der Blase wird schon frühzeitig von einer Fortsetzung der Parietalschicht des Parenchymgewebes ausgekleidet. Auf Schnitten findet man überall zerstreute der inneren Ovicellwand dicht anliegende Zellkerne, welche dieser Schicht angehören (Fig. 29). An einer Stelle aber, und zwar in dem mittleren Theile der distalen Blasenwand, nimmt die Zellbekleidung einen ganz anderen Charakter an. Diese Zone wird nämlich in der erwachsenen Brutkapsel von einer Zellschicht gebildet, welche sich auffallend von der Parietalschicht unterscheidet, jedoch an den Rändern unmittelbar in sie übergeht (Fig. 10, 12, 51). Erstens sind hier die Zellen viel größer und cylindrisch und enthalten in ihrem unteren Theil einen großen rundlichen Kern; zweitens sind sie in einer Reihe dicht neben einander geordnet und haben daher vollkommen das Aussehen eines Cylinderepithels (siehe die Figuren); auf dem Querschnitt sind sie polygonal, meistens fünf- oder sechsseitig (Fig. 44). Nitsche (69) fand eine ähnliche Differenzirung in der Ovicellblase von *Bicellaria* und bezeichnet sie auch als Epithelium. Derjenige Theil der Blasenwand, über welchen sich die Cylinderzellenschicht erstreckt, senkt sich frühzeitig ein und nimmt dadurch die Gestalt einer Schüssel an, welche später den Embryo tragen soll. In der That macht die mit einem Embryo versehene Brutkapsel den Eindruck, als liege derselbe auf einem rundlichen, etwas vertieften Präsentirteller.

Bei Anfertigung von Schnitten durch die Ovicelle findet man innerhalb des Blasenraumes immer eine größere oder geringere Anzahl kugelförmiger oder ellipsoidischer Körperchen, welche einen körnigen Inhalt haben und einen, zwei oder drei längliche, ganz peripherisch ge-

lagerte Kerne enthalten (Fig. 10, 12, 51). Sie häufen sich besonders in den jungen Ovicellen an derjenigen Stelle an, wo die Cylinderzellenschicht in Bildung begriffen ist. Öfters hatte ich Gelegenheit zu beobachten, dass diese Körperchen mit den jungen Cylinderzellen eine enge Verbindung eingehen und im Bereiche dieser Zellen in kleinere Stückchen zerfallen, welche dem Anscheine nach von den Zellen aufgenommen und ihnen einverleibt wurden (Fig. 45, 46, 47). Dass zwischen beiden Elementen ein physiologischer Verband existirt, unterliegt keinem Zweifel, doch fragt es sich: welches ist dieser Verband? Könnten die Cylinderzellen nicht etwa aus diesen ebenfalls zelligen, aber mehrkernigen Bestandtheilen hervorgehen? Ich wage es nicht hierüber ein sicheres Urtheil abzugeben, muss aber hervorheben, dass die Bilder sehr dafür zu sprechen scheinen.

Die betreffenden Körperchen wandern von der Leibeshöhle aus in die Höhle der Ovicellblase. Ich traf sie in jedem Thiere, besonders aber in den Knospen, in größerer oder geringerer Zahl an. Ihre Lage ist verschieden, jedoch liegen sie oft der Parietalschicht oder den Strängen des Parenchymgewebes dicht an. Besonders in den Knospen scheinen sie gerade wie in der Ovicellblase an der Bildung des Parenchymgewebes lebhaften Antheil zu nehmen. Aller Wahrscheinlichkeit nach entstehen sie auch aus dem Parenchymgewebe, dessen Zellbestandtheile und Zellderivate, wie ich schon in meiner *Flustra*-Monographie hervorzuheben Gelegenheit hatte, einen so sehr wechselnden und verschiedenen Charakter darbieten können.

Verschiedene Autoren haben über eigenthümliche zellige Bestandtheile innerhalb der Leibeshöhle bei Bryozoen berichtet. Ich erinnere nur an die Beschreibungen von Smitt (65), Repiachoff (76) und Joliet (77a), deren Beobachtungen aber ziemlich aus einander gehen. Ich habe ihre Abbildungen der »fettkroppar«, »cellules flottantes« etc. sorgfältig mit meinen Bildern verglichen, und muss gestehen, dass ich nirgendwo das Bild unterzubringen vermochte, wie ich es so oft zu sehen bekam. Es fehlen nämlich überall die charakteristischen, peripherisch gelagerten Kerne.

In Bezug auf ihre physiologische Bedeutung glaube ich die Körperchen bei *Bugula* als mehrkernige Wanderzellen oder vielleicht als durch Verschmelzung einiger Zellen entstandene Gebilde auffassen zu müssen, welche dem mesenchymatösen Parenchymgewebe, also dem mittleren Keimblatt entstammen, und im Thierkörper eine morphogenetische Rolle spielen, d. h. neue Körperbestandtheile zu liefern im Stande sind. Vielleicht besitzen sie auch noch andere wichtige Func-

tionen. Solche Wanderzellen, welche besonders durch die trefflichen Untersuchungen von METSCHNIKOFF[1] näher bekannt wurden, sind jetzt in fast allen Abtheilungen des Thierreichs nachgewiesen, und spielen in dem Körper eine sehr wichtige und vielseitige Rolle. Sollten sie den Bryozoen fehlen? Ich kann es kaum glauben.

Der vermeintliche Ursprung der Cylinderzellenschicht und ihr in der That sehr inniger Zusammenhang mit der Parietalschicht des Parenchymgewebes innerhalb der Ovicellblase scheinen wiederum für die in letzterer Zeit mehr und mehr vertretene Ansicht zu sprechen, dass die Epithel- und Mesenchymzellen keineswegs so scharf von einander zu trennen sind, wie dies Gebr. HERTWIG in ihrer »Coelomtheorie« behauptet haben. Auch in meiner Abhandlung über *Flustra membranaceo-truncata* habe ich schon darauf hingewiesen. Bei dieser Species, wo ich die Ovicellen als innere Gebilde beschrieben habe, fehlt die Cylinderzellenschicht. Letztere hat also unter den Chilostomen keine allgemeine Verbreitung.

Schließlich noch einige Worte über die Ovicellmuskeln. Es sind dies Bündel lang ausgezogener Zellen des Parenchymgewebes, welche ungefähr in der Mitte den für die Muskelform der Bryozoen so charakteristischen seitlich gelegenen Kern besitzen und an beiden Enden mit der Parietal- resp. Cylinderzellenschicht zusammenhangen. In Verlauf und Anordnung verhalten sie sich im Allgemeinen ähnlich wie bei *Bicellaria*, wo sie von NITSCHE (69) beschrieben wurden. Sie bilden zwei Gruppen (Fig. 10, 12, 51). Die eine (*om*) besteht aus zwei Bündeln von ziemlich starken, geradlinigen, parallel verlaufenden Fasern, welche den Blasenraum quer oder etwas schief durchsetzen. Ihre Insertionspunkte liegen an der der Opercularwand des Geschlechtsthiers zugekehrten Seite der Blasenwand dicht neben einander; von da aus divergiren sie in neuraler Richtung. Durch ihre Wirkung wird vermuthlich der oben beschriebene Spaltraum, welcher die Verbindung zwischen Brutraum und Leibeshöhle bildet, während des Durchtritts des Eies vergrößert.

Die andere Gruppe (*om'*) wird von zwei nur aus wenigen feinen Muskelfasern bestehenden Bündeln vertreten, welche rechts und links von der Mediane verlaufen und die Cylinderzellenschicht mit dem basalen Theil der neuralen Blasenwand verbinden. Die Fasern dieser Bündel hangen in der That mit der Unterseite der Cylinderzellen zu-

[1] S. besonders: Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. in: Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. V. 1884.

sammen, eine Thatsache, welche, wie mir scheint, für die oben ausgesprochene morphologische Auffassung der Cylinderzellen als Theile des Parenchymgewebes von nicht geringer Bedeutung ist.

Furchung.

Das befruchtete Ei füllt Anfangs nur einen kleinen Theil der Brutkapselhöhle aus. Es liegt durchweg in dem neuralen Abschnitt des Brutraumes und wird von der Helm- und Blasenwand dicht umgeben. In den späteren Entwicklungsstadien nimmt es eine mehr centrale Lage ein; und indem es an Größe gewinnt, weichen auch die Wände des Brutraumes mehr und mehr aus einander (Fig. 10, 12, 24 und 51).

Dass die Lage der Embryonen innerhalb der Brutkapsel eine sehr verschiedene sein kann, wurde schon oben bemerkt. Der Dotter des gewöhnlich ellipsoidischen Ovicelleies zieht sich oft ein wenig von der Eiwand zurück, wodurch zwischen Beiden ein spaltförmiger Raum entsteht, welcher die beiden Richtungsbläschen in sich aufnimmt. Diese haben, den *Tendra*-Eiern (78) entsprechend, eine verschiedene Größe und liegen meistens dicht neben einander. Ihre Lage bezeichnet, in Übereinstimmung mit Repiachoff's Angaben über *Tendra* (78) und *Bowerbankia* (79b) den animalen Pol des Eies, das heißt denjenigen Theil, welcher später das Centrum der Aboralfläche zu bilden bestimmt ist.

Das Ei von *Bugula* ist alecithal. Die erste Furchungsebene liegt in der kurzen Achse, ist den Richtungsbläschen zugekehrt und schneidet folglich den animalen und vegetativen Pol (Fig. 2). Wir wollen sie mit Barrois (79c) Meridianebene nennen [= Quertheilung nach Repiachoff (78, 79b]. Letzterer erwähnt (78), dass bei *Tendra* schon die beiden ersten Furchungskugeln eine verschiedene Größe und Gestalt aufzuweisen haben, dass diese Segmente aber keineswegs die erste animale resp. vegetative Zelle des Embryo darstellen, sondern einen ziemlich gleichen Antheil an der Bildung der beiden primären Keimblätter nehmen. Ich kann den ersten Theil dieses Satzes für *Bugula* nicht bestätigen. Zwar will ich nicht leugnen, dass die Kugeln einander nicht immer vollkommen gleich sind, aber ein so regelmäßiger und auffallender Unterschied, wie ihn Repiachoff beschrieben und abgebildet hat, existirt bei *Bugula* nicht (Fig. 2). Die zweite Furchung erfolgt gleichfalls nach einer Meridianebene, welche mit der Längsachse des Eies zusammenfällt, folglich die erste Segmentationsebene kreuzt. Repiachoff (78, 79b,) nennt diese Furchung »Längstheilung«. Die vier

hierdurch entstandenen Furchungskugeln besitzen im Einklang mit Barrois' Beobachtung an *Lepralia* ungefähr dieselben Dimensionen; Repiachoff dagegen bildet in seiner Abhandlung über *Bowerbankia* (80a, Taf. III Fig. 4) ein entsprechendes Stadium ab, wobei die vier Zellen paarweise eine auffallend verschiedene Größe haben. In meinen Figuren 30 und 31 ist das Stadium 4 bei *Bugula* von vorn und von der Seite abgebildet. Die Furchungskugeln sind rundlich und enthalten, wie auch in früheren und älteren Stadien, einen deutlichen Kern mit großem Kernfleck.

Die dritte Segmentirung erfolgt nach einer Richtung, welche auf beiden Meridianebenen senkrecht steht. Durch diese Äquatorialebene, welche den Embryo in eine orale und aborale Hälfte theilt[1], entstehen acht Segmente, welche noch deutlich ihre Kugelgestalt bewahren (Fig. 32). Nach Repiachoff (78) und Barrois (77; s. u. A. Taf. 12 Fig. 2, 3, 4) kann man nun von dieser dritten Theilung an nicht nur aus der Lage, sondern auch aus der Größe der Furchungskugeln deutlich ersehen, welche Hälfte des Embryo das Hypoblast und welche das Epiblast zu liefern bestimmt ist. Die vier kleineren (Repiachoff's dorsale Zellen) bilden nämlich die Anlage des Epiblasts, während aus den späteren Theilungsproducten der vier größeren Elemente (Repiachoff's ventralen Zellen) das Hypoblast hervorgehen soll. Dieser Größenunterschied ist nach beiden Autoren besonders in den nachfolgenden Stadien 16 und 32 sehr deutlich ausgesprochen.

Ich habe mir in der That sehr viel Mühe gegeben, diese Verhältnisse bei *Bugula* genau kennen zu lernen, und bin zu der Überzeugung gekommen, dass der Größenunterschied zwischen den Zellen der beiden Hälften, falls überhaupt vorhanden, so doch sehr gering ist und keineswegs in so hervorragender Weise auftritt wie es bei *Tendra* und *Lepralia* der Fall ist. Ähnliches gilt auch für die folgenden Furchungsstadien. Natürlich sind die 8 Furchungskugeln bei *Bugula* nicht immer vollkommen gleich beschaffen; eine so große Regelmäßigkeit trifft wohl nirgends zu; in solchen Fällen gehören aber nicht etwa die kleineren im Gegensatz zu den größeren derselben Hälfte des Embryo an und nehmen folglich an dem Aufbau der primären Keimblätter auch einen ungleichen Antheil. Dieses bei *Bugula* offenbar abweichende Verhalten

[1] Diese Benennungsweise wurde von Barrois eingeführt. Ich ziehe sie den Ausdrücken: Ventral- und Dorsalseite Repiachoff's, von welchen die erste der Oral- und die zweite der Aboralseite entspricht, entschieden vor, weil sie auf bestimmte bei den Entoprocten- (*Pedicellina*-) Larven auftretende Lagerungsverhältnisse Bezug nehmen.

ist im vollkommenen Einklang mit der Thatsache, dass die jungen Hypoblastzellen sich in Größe fast gar nicht von den Epiblastzellen unterscheiden, während sie bei *Tendra* und *Lepralia* bedeutend größer sind, als die Zellen des äußeren Keimblattes (vgl. die Figuren in den citirten Abhandlungen von Repiachoff und Barrois).

Bisweilen traf ich Embryonen, bei welchen die Äquatorialfurchung sich erst zur Hälfte vollzogen hatte, so dass der Embryo aus sechs Zellen bestand, vier kleineren und zwei größeren. In den letzteren hatten sich dann die Kerne schon getheilt.

In dem Stadium 8 ist bei *Bugula* schon ein kleines aber deutliches Blastocoel zu erkennen. Ähnliches fand Repiachoff (79b) bei *Bowerbankia*, während bei *Tendra* (78) die Furchungshöhle erst später auftritt.

Die nun folgenden Segmentationserscheinungen weichen von dem meist verbreiteten Typus ab. Das Stadium 16 entsteht nämlich in Folge einer Doppeltheilung nach zwei Ebenen, welche zu beiden Seiten der ersten Meridianebene liegen und hiermit parallel verlaufen. In Folge dieser Theilung nimmt der Embryo eine längliche Gestalt an, während die Kugeln sich an den Berührungsflächen abplatten. In Fig. 33 ist ein Embryo aus diesem Stadium en face abgebildet. Jede Hälfte besteht aus acht Zellen, welche in zwei Reihen zu je vier angeordnet sind. Die Furchungshöhle hat sich inzwischen schon etwas vergrößert und ist spaltförmig geworden. Das Stadium 32 entsteht gleichfalls in Folge einer Doppeltheilung nach zwei Ebenen, welche zu beiden Seiten der zweiten Meridianebene liegen und hiermit parallel verlaufen. Jede Hälfte des Embryo wird dann aus vier Reihen von vier Zellen aufgebaut, von welchen die vier Randzellen (interpolare Zellen Repiachoff's, 78) merklich kleiner sind als die übrigen. In Fig. 34 ist die orale Hälfte eines solchen Embryo en face dargestellt, während Fig. 13 einen Meridianschnitt versinnlicht[1].

Der hier beschriebene Furchungsprocess ist ohne Zweifel der normale; doch kommen nicht selten Embryonen vor, bei welchen er einen unregelmäßigen und asymmetrischen Verlauf nimmt. Gleiches bemerkt auch Repiachoff (78) für *Tendra*.

In dem zuletzt beschriebenen Stadium ist die Blastosphaera gut ausgebildet (Fig. 6). An derselben ist die orale und aborale Hälfte, welche sich an ihren Rändern decken, manchmal deutlich unterscheid-

[1] Die Zellen sind alle genau mit der Camera gezeichnet. Ein merklicher Größenunterschied zwischen den Zellen der Oral- und Aboralfläche existirt hier offenbar nicht.

bar. Doch ist die Gestalt des jungen Embryo nicht immer dieselbe. Oft erinnert sie sehr an eine biconvexe Linse oder hat die Gestalt eines Ellipsoids. Auf den etwas älteren Stadien, wenn sich die Zellen der Blastosphaera vermehrt haben, fand ich auf Längsschnitten sehr oft das Bild, wie es in Fig. 19 dargestellt worden ist. Der Embryo besteht dann aus zwei schüsselförmigen Hälften, deren Concavitäten einander zugekehrt liegen und deren Ränder auf einander passen. In solchen Stadien springen gewöhnlich die Zellenreihen der beiden Hälften, welche sich gegenseitig berühren und die Äquatorialzone darstellen, etwas mehr hervor als die übrigen und bilden eine Art Gürtel (s. unten). Durchweg haben sich dann auch die Zellen der aboralen Hälfte stärker als die übrigen vermehrt, und ist in Folge dessen dieser Abschnitt etwas mehr gewölbt als die aborale Partie; doch fand ich auch viele Embryonen, bei welchen dieser Formcharakter vermisst wurde. Bei *Tendra* (78) scheint die frühzeitige orale Abplattung des Embryo Regel zu sein.

Bildung der primären Keimblätter.

Bei Anfertigung von Schnitten durch Embryonen, welche ungefähr das oben beschriebene Alter erreicht haben, bemerkt man innerhalb des Blastocoels und von der Keimblasenwand umgeben, vier Zellen, welche beinahe das Centrum der Oralfläche einnehmen und den daselbst befindlichen Zellen der Keimblase dicht anliegen. Es sind bestimmt vier und nicht mehr. In Lage und Größe bieten sie auf meinen Präparaten geringe Unterschiede dar. In Fig. 7 und 7a sind zwei auf einander folgende Schnitte aus einer vollständigen Serie abgebildet, in welchen gerade die vier innerhalb des Blastocoels gelegenen Zellen getroffen sind. Auf den vorhergehenden und folgenden Schnitten durch diesen Embryo war von ihnen nichts mehr zu entdecken.

In Bezug auf ihre Dimensionen muss ich noch einmal betonen, was ich schon oben sagte, dass der Größenunterschied zwischen ihnen und den Zellen, welche die Wand der Keimblase bilden, keineswegs so auffallend ist, wie Barrois und Repiachoff dies bei anderen Ectoprocten beschrieben haben; ja, in manchen Fällen, wie u. A. in Fig. 7 und 7a, wo die Umrisse der Zellen mit der Camera genau gezeichnet worden sind, ist gar kein greifbarer Unterschied vorhanden, zumal auch die Zellen der Keimblasenwand unter sich keineswegs gleich sind.

Offenbar stellen die vier inneren Zellen die Anlage des Hypoblasts dar, während die übrigen das Epiblast bilden. Es fragt sich nun aber, wie gelangen diese Zellen in das Blastocoel? Leider kann ich auf Grund

meiner eigenen Beobachtungen diese Frage nicht mit aller Sicherheit entscheiden. Trotzdem halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass es sich hier um eine Epibolie handelt, wobei die vier centralen Zellen der Oralhälfte in das Blastocoel hineingeschoben und von der Blastosphaerawand umwachsen werden. Einen Embryo, in welchem dieser Process eben deutlich im Gange war, habe ich bis jetzt nicht beobachtet; zwar konnte ich bisweilen auf Längsschnitten eine schwache Einsenkung im Centrum der Oralfläche constatiren, allein diese Fälle waren meiner Ansicht nach nicht von überzeugender Kraft. Auch bei der Betrachtung ganzer Embryonen bin ich, was diesen Punkt betrifft, wenig glücklich gewesen.

Die Gründe, wesshalb ich der Annahme einer Epibolie zuneige, sind folgende. Erstens kann hier von einer embolischen Invagination oder Delamination nicht die Rede sein. Zweitens haben sowohl Barrois (79c) als Repiachoff (78, 79b, 80a) das Vorkommen der Epibolie bei anderen marinen Ectoprocten (*Tendra*, *Bowerbankia* und *Lepralia*) nachgewiesen und gezeigt, dass auch hier das Hypoblast Anfangs von vier inneren Zellen dargestellt wird, welche in ihrer Lage mit denen von *Bugula* übereinstimmen. Im Anschluss an Barrois' Mittheilung (79c) über *Lepralia* findet auch hier die Vermehrung dieser Hypoblastzellen erst nach vollendeter Umwachsung des Epiblasts statt. Repiachoff (78) dagegen will bei *Tendra* schon vor der vollständigen Schließung des Epiblasts eine Vermehrung der Hypoblastzellen beobachtet haben.

Die von Repiachoff gegebene Beschreibung von der Bildung des Hypoblasts und den damit zusammenhängenden Vorgängen lautet kurz folgendermaßen. Es werden die vier großen centralen Zellen der Ventralseite ins Innere des Blastocoels hineingedrängt und von dem Ectoderm umwachsen. Hiernach tritt eine sehr deutliche Einstülpung an der betreffenden Stelle der Blastosphaerawand auf; die Ränder des Ectoderms biegen sich um und begrenzen eine große Öffnung, welche an der Stelle des früheren Properistoms auftritt und den Eingang in die dann schon existirende Urdarmhöhle darstellt. So entsteht die Gestalt einer Archigastrula. Repiachoff weiß nicht bestimmt, ob die zuletzt erwähnte Einstülpung, welche später wiederum verschwindet, einen Rest des Properistoms (Blastoporus) darstellt, oder ob sie unabhängig von letzterem entsteht. Barrois' Darstellung von der Bildung des Hypoblasts bei *Lepralia* (79c) stimmt mit den Beobachtungen Repiachoff's sehr wohl überein, jedoch gehen die Ansichten beider Autoren über die in die Urdarmhöhle führende Einstülpung sehr aus einander. Barrois

fand nämlich bei *Lepralia* von dieser Einstülpung keine Spur und behauptet, die »ouverture d'invagination« oder Blastoporus schwinde nach dem Einschieben der Hypoblastzellen sofort und für immer. So weit meine Untersuchungen ein Urtheil gestatten, muss ich Barrois in diesem Punkte vollkommen beipflichten. Ich habe niemals eine solche mit der Urdarmhöhle kommunicirende Einstülpung des Epiblasts beobachtet.

Verfolgen wir jetzt das weitere Schicksal der vier primären Hypoblastzellen. Ihre Vermehrung scheint, wie schon oben betont wurde, erst dann anzufangen, wenn die Keimblase wiederum vollständig geschlossen ist. Die Zellen, welche aus den vier primären Hypoblastzellen hervorgehen, bilden einen Zellenkomplex, welcher das Blastocoel fast vollständig ausfüllt (Fig. 19). Die Beobachtung von Barrois (79c), nach welcher das Entoderm bei *Lepralia* in diesem Stadium eine pyramidale Masse bilden soll, woran sich central und peripherisch gelagerte Zellen unterscheiden lassen, kann ich für *Bugula* nicht bestätigen. In einigen Fällen konnte ich auf Schnitten innerhalb der hypoblastischen Zellenmasse einen äquatorialen äußerst schmalen Spalt wahrnehmen (Fig. 19), welcher offenbar die hier sehr wenig ausgebildete Urdarmhöhle repräsentirt. Von einer Communication dieser Höhle mit der Außenwelt war aber niemals etwas zu sehen. Die Vermehrung der Hypoblastzellen schreitet nun allmählich vorwärts, so dass in den etwas späteren Stadien das Blastocoel fast vollständig von Zellen ausgefüllt wird. Diese bilden auf Schnittpräparaten eine lose zusammenhängende Masse (Fig. 25 und 52), deren Elemente meistens eine rundliche Gestalt und einen deutlichen Kern besitzen und hier und da kleine spaltförmige Räume zwischen sich lassen, welche aber nichts mit der vermeintlichen Urdarmhöhle zu thun haben, da diese vollständig verschwindet. Eine irgendwie regelmäßige Anordnung dieser Zellen fehlt, und auch die primären Zellen, aus denen sie hervorgingen, sind nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen. Die Bilder, welche ich von dieser inneren Zellmasse gewonnen habe, weichen erheblich von den Zeichnungen ab, welche Repiachoff in seiner Arbeit über *Bowerbankia* gegeben hat. Hier wird das Hypoblast als ein Complex von Zellen dargestellt, welche alle dicht an einander liegen und so einen Klumpen bilden, der von dem umgebenden Epiblast deutlich getrennt ist[1].

Die innere, aus dem Hypoblast entstandene Zellenmasse spielt, wie wir unten sehen werden, bei den ferneren Entwicklungsvorgängen eine

[1] loc. cit. Taf. III Fig. 14, 15, 16.

höchst passive Rolle'; ich will sie daher von jetzt an mit dem Namen »Füllmasse« oder »Füllgewebe« bezeichnen.

Mesoblast.

Barrois (79c) ist, so viel ich weiß, bis jetzt der einzige Autor, der über die Anlage des Mesoderms bei marinen Ectoprocten berichtet hat. Nach ihm soll das mittlere Keimblatt bei *Lepralia* sich in Gestalt zweier seitlicher Zellenschichten (cordons) von dem jungen Hypoblast abschnüren und es zum Theil umgeben. Dieser Bildungsmodus ist auch in seinen schematischen Figuren deutlich ausgedrückt. Das Mesoderm tritt aber als deutlich differenzirtes Keimblatt bei *Lepralia* nur sehr vorübergehend auf, denn kurz nach seiner Entstehung vereinigen sich seine Zellen wiederum mit dem Hypoblast. So entsteht eine innere Masse, welche offenbar meiner Füllmasse entspricht; sie wird von Barrois mit dem Namen »vitellus nutritif« bezeichnet und bildet »une masse compacte, qui va tomber en dégénérescence, pour former une masse de globules épars, qui restent disséminés dans la cavité générale«. Dass auch bei *Bugula* die Füllmasse einer Degeneration anheimfällt, unterliegt keinem Zweifel; auf ihren histologischen Charakter kommen wir sogleich zurück.

Die Anlage eines Mesoderms, wie sie von Barrois bei *Lepralia* beobachtet wurde, habe ich bei *Bugula* absolut vermisst. Niemals habe ich ein Stadium gefunden, worin das mittlere Keimblatt in Gestalt zweier symmetrischer, deutlich von dem Hypoblast getrennter Zellschichten vorhanden war. Die Möglichkeit eines Irrthums meinerseits bleibt natürlich nicht ausgeschlossen: jedoch würde mich dies sehr wundern, da mir in der That sehr viele junge Embryonen aus diesen Stadien durch die Hände gegangen sind und ich niemals eine einigermaßen deutliche Anlage eines gesonderten Mesoderms gespürt habe. Vielmehr neige ich der Meinung zu, dass die Mesodermanlage, welche bei *Lepralia* schon sehr vorübergehend auftritt, bei *Bugula* noch mehr ihren selbständigen Charakter verloren hat, sich von den Hypoblastelementen gar nicht mehr trennt und von ihrer Entstehung ab mit diesen eine zusammenhangende Zellenmasse darstellt. Hiernach würde also der von mir als Füllgewebe bezeichnete Zellencomplex morphologisch sowohl dem Hypoblast als dem Mesoblast entsprechen; während die geringe Selbständigkeit dieser beiden Keimblätter ihre Erklärung in der Thatsache findet, dass sie sich an den weiteren embryonalen Vorgängen fast gar nicht betheiligen und eine sehr passive Rolle spielen.

Dass das Verhalten dieser Keimblätter während der Embryonalentwicklung der marinen Ectoprocten keineswegs als ein primitiver Zustand zu betrachten ist, lehren uns die Entoprocten, wo besonders nach den Untersuchungen von HATSCHEK (77b) an *Pedicellina* und von HARMER[1] an *Loxosoma* die drei Keimblätter in der deutlichsten Weise auftreten und auch ihrer primitiven Bestimmung entsprechen.

Den Charakter der Füllmasse in ihrer ersten Anlage habe ich schon oben beschrieben (Fig. 25). Auf Schnitten durch etwas ältere Embryonalstadien bemerkt man, dass dieselbe einen mehr reticulären Bau angenommen hat (Fig. 11, 15, 18, 28 und 37). Es ist nicht leicht von den histologischen Verhältnissen dieses sich zur Degeneration vorbereitenden Gewebes eine genaue Beschreibung zu geben, da das Bild manchmal wechselt und die von den plasmatischen Strängen begrenzten Lückenräume eine sehr verschiedene Dimension und Ausbildung haben können. Es fragt sich schon gleich, ob diese Räume wirklich Lücken innerhalb des Gewebes darstellen oder ob sie als Kunstproducte aufgefasst werden müssen, welche in Folge der Conservirung entstanden sind? Ich möchte diese Frage vorläufig unentschieden lassen, will aber bemerken, dass sie auf Schnitten manchmal sehr deutlich vorhanden sind, manchmal aber auch sehr zurücktreten und dann zum Theil oder ganz von einer körnigen Masse ausgefüllt werden. Wie dem nun aber auch sei, die Contouren der früheren rundlichen Zellen sind an solchen älteren Embryonen gewöhnlich schwer zu bestimmen, jedoch können sie hier und da ihre scharfen Umrisse beibehalten. Innerhalb des Füllgewebes befinden sich zahlreiche unregelmäßig zerstreute Kerne, welche sich zum Theil sehr intensiv, zum Theil nur schwach färben.

Dass das betreffende Gewebe während der Embryonalentwicklung einer Degeneration anheimfällt, wird durch die Verhältnisse bewiesen, welche die Larven darbieten. Hier ist das Füllgewebe größtentheils in eine körnige Masse umgebildet, worin hier und da zerstreute Kerne vorkommen.

Coelom.

Bevor wir nun die äußere Formgestaltung der Embryonen näher verfolgen, muss ich noch auf einen Punkt aufmerksam machen, der mir sehr wichtig scheint. Abgesehen von den Lücken innerhalb des

---

[1] S. HARMER, On the structure and development of *Loxosoma*. Quart. Journ. Micr. Sc. 1885.

Füllgewebes, deren Bedeutung wir ziemlich zweifelhaft gelassen haben, kommen in den *Bugula*-Embryonen kleinere Hohlräume vor, welche auf dem Querschnitt oft eine rundliche oder ovale Gestalt haben und im Gegensatz zu den oben beschriebenen Lücken immer scharf umgrenzt sind (Fig. 16 und 37). Ihre Zahl und Lage sind vielem Wechsel unterworfen. In den Larven kann man sie fast auf jedem Schnitt demonstriren, wie aus den Fig. 5, 8, 14, 26, 49 und 50 ersichtlich ist; sie liegen hier meistens dem Epiblast genähert und fließen theilweise zu einem größeren Spaltraum zusammen (s. unten). Bei keinem Autor, der sich mit der Embryologie der marinen Ectoprocten beschäftigt hat, habe ich bis jetzt eine Anspielung auf diese Spalträume gefunden. Repiachoff bildet in seiner Arbeit über *Bowerbankia* (80a) Schnitte durch Larven ab, worin eine größere innere Höhle als Leibeshöhle bezeichnet wird, jedoch hat sie einen ganz anderen Charakter[1], als die hier in Betracht kommenden Spalträume. Es liegt nun die Frage nahe: wie hat man diese Spalten aufzufassen? entstehen sie nach dem schizocoelen Typus, d. h. durch Spaltung innerhalb des Füllgewebes, oder sind sie als Reste des Blastocoels zu betrachten, welche sich mit dem Wachsthum des Embryo vergrößert und geändert haben? Von diesen beiden Ansichten scheint mir die letztere den Vorzug zu verdienen. Hierfür spricht erstens die Thatsache, dass der durch Vermehrung der primitiven Hypoblastzellen entstandene Zellencomplex schon von Anfang an eine lose zusammenhangende Zellenmasse darstellt, welche zwischen ihren Elementen hier und da kleine Höhlungen enthält. Zweitens wird sie gestützt durch eine Beobachtung von Hatschek, nach welcher bei *Pedicellina* die zwischen Ecto- und Entoderm vorhandenen Spalten in der That einen Theil der früheren Blastulahöhle darstellen. Hiernach würde also das Spaltensystem in der *Bugula*-Larve die Bedeutung einer primären Leibeshöhle haben.

Corona.

Während der Ausbildung des Füllgewebes hat sich inzwischen die Gestalt der Embryonen merklich geändert. Die Hauptachse, welche den oralen mit dem aboralen Pol verbindet, ist länger geworden und hierdurch hat der Embryo eine mehr rundliche oder ellipsoidische Gestalt angenommen (Fig. 25). Schon auf den jüngeren Stadien, wie z. B. Fig. 19 eins darstellt, kann man sich von der erfolgten Vermehrung

[1] Ich schließe dies nur aus den Figuren, da der Text mir unbekannt ist.

der Epiblastzellen in der oralen und aboralen Hälfte leicht überzeugen. Außerdem bemerkt man aber in der Äquatorialebene des Embryo eine ringförmige Verdickung des Epiblasts. Anfangs — und in diesem Punkte scheinen meine Beobachtungen von den Ansichten Barrois' und Repiachoff's abzuweichen — besteht diese Äquatorialleiste aus zwei sich begrenzenden Zellenreihen, von denen die eine der Aboralhälfte, die andere der Oralseite des Embryo angehört. Beide sind, wie aus den Fig. 19 und 36 einleuchtet, gleich stark entwickelt. Der epiblastische Zellengürtel, welcher von Barrois als »couronne«, von Repiachoff als »Ectodermverdickung« beschrieben wurde, geht bei *Bugula* aus einer dieser beiden Zellenreihen hervor, und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach aus derjenigen, welche der aboralen Hälfte des Embryo angehört. Diese von Repiachoff (79b) vermuthete Entstehungsweise der Corona wurde von Barrois (79c) bei *Lepralia* vollkommen sicher gestellt. Die Coronazellen von *Bugula* sind Anfangs ungefähr kugelförmig (Fig. 25) und enthalten, wie auch in den späteren Stadien, einen großen mit Kernfleck versehenen Nucleus. Ihre Vermehrung, welche im Anfang wenigstens sehr regelmäßig vor sich geht, so dass die Zahl der Zellen sich bei jeder Theilung verdoppelt, erfolgt in radialer Richtung (Fig. 11, 15). Da die äquatorialen Theilungen unterbleiben[1], so nehmen die Coronazellen schon bald eine längliche Form an (Fig. 39), und erhalten mit dem weiteren Wachsthum des Embryo eine lange schmale bandförmige Gestalt. Die Reihe der Formveränderungen, welche sie allmählich erleiden, lässt sich sehr leicht verfolgen. Die Anfangs ungefähr kugelrunden Zellen werden von außen betrachtet sechsseitig, indem sie sich in Folge ihrer radialen Vermehrung seitlich abplatten und aboral- und oralwärts die übrigen viel kleineren Epiblastzellen zwischen sich nehmen. Auf dem radialen Durchschnitt besitzt eine solche Coronazelle entweder eine ovale Gestalt (Fig. 28, 52), oder sie ist in ihrem oralen Theile mehr oder weniger zugespitzt. Das Längenwachsthum der Coronazellen scheint bei *Bugula* im Anfang nicht so rasch wie bei *Lepralia* vor sich zu gehen. In den späteren Stadien (Fig. 37) nehmen sie aber gerade wie dort die Gestalt langer schmaler Bänder an, welche sich von der Oral- zu der Aboralfläche erstrecken. Jedoch sind sie an der Vorderseite des älteren Embryo, wo sich die unten zu beschreibende Ectodermalfurche befindet, kürzer als an den übrigen Körperstellen. Auch sind sie schon frühzeitig mit Cilien ausgestattet (Fig. 11).

[1] Barrois (79c) behauptet, bei *Lepralia* schnüre jede Coronazelle an ihrem aboralen Pole eine kleine Zelle ab, »qui termine, vers le haut, les cellules de la couronne«.

Während der Ausbildung des Gürtels vermehren sich die übrigen Epiblastzellen und nehmen von außen betrachtet eine etwa polygonale Gestalt an. Auf dem Längsschnitt sind sie cylindrisch und enthalten deutliche Kerne mit Kernkörperchen. Ihre Größe und Gestalt sind manchmal Schwankungen unterworfen (Fig. 28, 37).

Mit dem fortschreitenden Wachsthum und der Vermehrung der Epiblastzellen wölbt sich die Aboralseite des Embryo stärker als die Oralseite (Fig. 28, 37, 52); trotzdem nehmen die Embryonen von *Bugula* niemals eine so scharf ausgesprochene cylindrische Gestalt an, wie es bei *Lepralia* der Fall ist.

Saugnapf; vordere Ectodermalfurche; retractiles Scheibenorgan.

Wir kommen nun zur Beschreibung einer Reihe von eigenthümlichen Differenzirungen, welche für die Embryonen und Larven der marinen Ectoprocten höchst charakteristisch sind. 1) Saugnapf. In den jungen mit Corona und Füllgewebe ausgestatteten Embryonen bilden sich ungefähr zu gleicher Zeit an der Oralfläche des Embryo zwei Invaginationen vom Epiblast aus, welche Anfangs mit dem blinden Ende einander zugekehrt liegen. In Fig. 15, welche einen ungefähr der Äquatorialebene parallelen Schnitt darstellt,[1] sind sie sehr deutlich zu sehen; in Fig. 48 sind sie im Längsschnitt dargestellt. Die Dimensionen beider Spalten in verschiedenen Richtungen sind durch Vergleich dieser Figuren leicht zu messen. Die Zellen des Epiblasts nehmen an der Oralfläche, besonders aber an den Stellen, wo sich die Einstülpungen bilden, eine verlängerte Gestalt an. In der Umgebung der einen Invagination (s. Fig. 15) wird aber das Epithel bedeutend höher wie irgendwo anders (s. auch Fig. 48). Die mit diesen hohen Cylinderzellen bekleidete Einstülpung bildet nun die Anlage eines Organs, welches nach den jüngsten Untersuchungen, denen ich vollkommen beistimmen muss, als Befestigungsapparat für die sich fixirende Larve dienen soll. Das betreffende Organ wurde von Barrois (77) zuerst und zwar irrthümlich als »estomac«, später (79c) als »sac interne« beschrieben, Repiachoff (76, 78a) nennt es »Saugnapf«, einen Namen, der mir wegen der Function des Organs am passendsten vorkommt und den ich daher auch hier annehmen will. Der Saugnapf entspricht weiter Claparède's Schließmuskel, Schneider's »räthselhaftem Organ« (69a), Hatschek's »Epidermisverdickung« (77b) und Allman's »Leber« (72) bei den *Cypho-*

[1] Dieses Bild ist aus der Combination zweier auf einander folgender Schnitte gewonnen.

nautes-Larven, wo sie, wie Ostroumoff (85) neulich zeigte, gleichfalls vorhanden ist. Er kommt also wohl allgemein innerhalb dieser Thiergruppe vor und besitzt überall dieselbe physiologische Bedeutung. Irrthümlich wurde er von verschiedenen früheren Autoren (u. A. Balfour, 80b) als Darmcanal oder Theil desselben betrachtet. Die *Bugula*-Embryonen und Larven besitzen keinen Darmcanal, eben so wenig wie die von Barrois untersuchte *Lepralia*. Letzterer Forscher meint (79c, 82), dass dieser Apparat allen Ectoproctenlarven fehlt, und bezweifelt die Angaben von Repiachoff über *Tendra*; jedoch ist dies mit den Beobachtungen von Repiachoff (78, 79), Metschnikoff (71) und Ostroumoff (85), was *Cyphonautes* betrifft, schwer in Einklang zu bringen, da nach jenen Autoren bei dieser Larve in der That ein Darmcanal vorhanden ist. Der *Cyphonautes*, dessen Bau in der letzten Zeit durch den Nachweis des Saugnapfes und des retractilen Organs bedeutend aufgeklärt ist, scheint also wirklich im Darmcanal die viel primitiveren Verhältnisse der Entoprocten bewahrt zu haben, während die übrigen Larven diesen Charakter aufgaben.

Die Öffnung der Anfangs kleinen Saugnapfanlage liegt ein wenig hinter dem oralen Pol des Embryo. Die Einstülpung wächst nun allmählich weiter nach innen und füllt in den älteren Stadien so wie auch in den Larven einen großen Theil des Körpers aus. Anfangs schlauchförmig, nimmt sie später eine sackförmige Gestalt an, indem ihr verbreitertes blindes Ende sich abermals, d. h. gegen die primitive Öffnung zu, umstülpt, wodurch das Organ auf Längsschnitten, welche es in seinem ganzen Umfang treffen, einem Becher gleicht (Fig. 14, 50, 56a). Barrois (82) hat schon auf diese Umstülpung der Saugnapfwand bei *Bugula* hingewiesen und bemerkt, dass sie hier im Gegensatz zu *Lepralia unicornis* unpaar auftritt. Auch Repiachoff macht auf einen ähnlichen Vorsprung bei *Lepralia pallasiana* (78a) aufmerksam und nennt ihn »Pumpenstempel«. Das Lumen des Saugnapfes ist größtentheils in Folge des mächtig entwickelten Vorsprungs sehr eng. Die Wand des Organes wird von einem schönen Cylinderepithel gebildet, dessen Zellen besonders an dem verdickten umgestülpten Theile stark verlängert sind (Fig. 14, 50, 56a).

Ich muss hier hervorheben, dass ich mich vergeblich bestrebt habe, an älteren Embryonen und Larven die primitive Einstülpungsöffnung des Saugnapfes wiederzufinden. Da diese aber bei den von Barrois (79c) und Ostroumoff (85a) untersuchten Larven persistirt, so muss ich wohl als wahrscheinlich annehmen, dass sie auch *Bugula* nicht abgeht; jedenfalls ist sie dann aber äußerst klein und schwer zu constatiren.

2) Vordere Ectodermalfurche. Die zweite Invagination des Epiblasts ist nichts Anderes als die schon von früheren Autoren beschriebene »Mundfurche« (Nitsche [69] und Claparède [70]), welche Barrois mit dem Namen »fente« bezeichnet hat. Sie hat aber mit einem Munde nichts zu thun und ist einfach eine cylindrische ziemlich tiefe Einstülpung des Epiblasts an der Vorderseite des Körpers, welche bei den Larven mit dem blind geschlossenen Ende in schiefer Richtung dem aboralen Pole zugekehrt liegt (Fig. 35). Die Epiblastzellen, welche sie begrenzen, sind radiär um sie angeordnet (Fig. 16, 18, 26). Sie scheint bei *Bugula* tiefer und mehr cylindrisch zu sein als bei *Lepralia*, ich glaube dies wenigstens aus den Figuren von Barrois (79c) schließen zu müssen; auch fällt hier ihr Auftreten mit der Bildung des Saugnapfes zusammen, während sie bei *Lepralia* nach derselben, also in einem etwas späteren Stadium erscheint.

An dem aboralen Pole des Embryo tritt nun 3) noch ein anderes Gebilde auf, welches ebenfalls unter verschiedenen Namen in die Wissenschaft eingeführt worden ist. Es ist dasjenige Organ, welches von Nitsche (69) als »Saugnapf«, von Repiachoff (76) als »Kappe«, von Balfour (80b) als »Wimperscheibe« und von Barrois (79c) als »Calotte« beschrieben wurde. Ich will es im Folgenden als »retractiles Scheibenorgan« anführen. Es ist gleichfalls ein Product des Epiblasts. An der aboralen Fläche, da, wo es sich bilden soll, sieht man an dem schon mit Spalt und Saugnapfanlage versehenen Embryo, dass die Epiblastzellen schmäler werden und sich zugleich verlängern (Fig. 18). Anfangs zeigt dieser Theil des Epiblasts manchmal eine schwache Einsenkung, welche aber später wiederum verschwindet. Die Ausbildung des retractilen Scheibenorgans beruht nun wesentlich auf einem nach innen fortschreitenden Vermehrungsprocess der verlängerten Epiblastzellen, dem zufolge eine mehrschichtige Zellenmasse entsteht, welche die Gestalt einer dicken, oben und unten abgeplatteten Scheibe annimmt und ziemlich weit in das Innere des Embryo hervordringt (Fig. 14, 26, 54, 56f). Die Längsachse der dasselbe zusammensetzenden birnförmigen Zellen (Fig. 43) liegt an meinen Präparaten ungefähr dem Centrum des Embryo oder der Larve zugekehrt; nur an der Peripherie der Scheibe, so wie auch in dem inneren, etwas verbreiterten Randabschnitt nehmen die Zellen eine mehr schiefe Stellung ein, und sind daher mehr radiär angeordnet (Fig. 14 und 54). Betrachtet man das ausgebildete Organ von der Aboralfläche, d. h. en face, so ergiebt sich eben so wie auf Längsschnitten, dass in seinem centralen Theile die länglichen Zellen (deren Kerne sich sehr intensiv färben) fehlen (Fig. 14, 54b). Daher

sicht das Organ, von oben betrachtet, etwa wie ein ovaler Ring aus (Fig. 53). Barrois (79c und 82) ist der Meinung, dass die retractile Scheibe, deren Zellen bei ihm »cellules radiaires« heißen, als ein inneres Organ aufzufassen sei, weil es nach außen von der Epithelschicht des Epiblasts bekleidet wird. Er fand (82) diese äußere Zellbekleidung besonders deutlich bei *Bugula*. Ich muss gestehen, ich habe diese Verhältnisse anders gesehen als Barrois sie darstellt. Man betrachte z. B. Fig. 14, so wie auch Fig. 26, woraus erhellt, dass die Kerne der birnförmigen Zellen sich bis zu der Peripherie des Organs verfolgen lassen. Vorläufig bin ich denn auch geneigt, das contractile Scheibenorgan nicht als eine innere vom äußeren Epithel bekleidete Differenzirung, vielmehr als eine nach innen gewucherte Verdickung des Epiblasts zu betrachten. Auch Ostroumoff (85) sagt von *Cyphonautes*: »la calotte n'est que le simple changement de l'ectoderme«.

Im Zusammenhang mit der Ausbildung desScheibenorgans entsteht nun rings um dasselbe eine kreisförmige Einstülpung des Epiblasts, welche von Barrois als »cavité palléale« beschrieben wurde. Diese Kreisfurche ist seicht (Fig. 14, 26) und wird von Epiblastzellen ausgekleidet, welche unten bei der Beschreibung der Larve weitere Erwähnung finden werden. Schon hier muss ich hervorheben, dass bei *Bugula*, im Gegensatz zu *Lepralia* (Barrois, 79c) die Coronazellen, anstatt bis zur Kreisfurche zu reichen, durch einen nicht zur Corona gehörigen Theil des Epiblasts von derselben getrennt werden.

Ist die oben beschriebene cylindrische Ectodermalfurche einmal angelegt, so beginnen schon bald die Epiblastzellen an ihrem blinden Ende sich nach innen zu verlängern. In Folge eines Vermehrungs- und Wucherungsprocesses dieser Zellen entsteht ein eigenthümliches mit dem Spalt eng zusammenhängendes Gebilde, welches offenbar dem von Barrois (79c) bei *Lepralia* beschriebenen »organe pyriforme« entspricht.

Die Ansichten des französischen Gelehrten über den Ursprung und Charakter dieses Organes weichen in wichtigen Punkten von meinen Beobachtungen ab. Nach ihm besteht das »organe pyriforme«, welches er in seinen früheren Arbeiten als »Pharynx« bezeichnet hat, aus zwei Theilen verschiedenen Ursprungs, nämlich 1) einem rundlichen drüsigen Körper (organe glandulaire), welcher unter der Haut an der Vorderseite des Embryo auftritt, nicht aus dem Epiblast, sondern vermuthlich aus dem Hypoblast seine Entstehung nimmt und aus verlängerten radiären Zellen aufgebaut ist und 2) einer Verdickung des Ectoderms hinter der Ectodermalfurche, welche eine hufeisenförmige

Höhlung bekommt und den Raum zwischen der Furche und dem Drüsenorgan ausfüllt. Die langen Zellen dieser Epiblastverdickung ordnen sich radiär um die Höhlung und convergiren alle nach einem Punkte, welcher den Befestigungspunkt der Flagellen darstellt. Indem die Epiblastverdickung sich mit dem Drüsenkörper und der Ectodermalfurche verbindet, entsteht das Gebilde, welches Barrois »organe pyriforme« nennt. In seiner späteren Abhandlung (82) vertritt er dieselbe Meinung: »l'organe pyriforme occupe le devant de la face orale et se trouve composé d'une petite masse de nature glandulaire, débouchant dans la fente de la face orale antérieure et surmontée d'un groupe de cellules rayonnantes (celles, qui servent de base au plumet vibratile)«.

Ich glaube nun aus meinen Präparaten schließen zu dürfen, dass bei *Bugula* die beiden genannten Theile ein und desselben Ursprunges sind und viel enger zusammengehören als Barrois es annimmt. Diese Ansicht wird verstärkt durch die Thatsache, dass die verschiedenen Theile des »organe pyriforme« im Bau und Verhalten gegenüber Farbstoffen vollkommen gleich sind.

Bei Anfertigung von Schnitten durch ältere Embryonen und Larven, welche ungefähr die optische Achse der Ectodermalfurche in sich aufnehmen (Fig. 20—22, 26, 49, 56d, so wie auch Fig. 35, wo die betreffende Schnittfläche durch die Linie β dargestellt wird), findet man drei rundliche Körper, welche dicht unter der an dieser Stelle verdickten Hautschicht gelegen sind. Einer von ihnen liegt in der Mitte hinter dem blinden Ende der Ectodermalfurche, und entspricht offenbar dem »organe glandulaire«, von Barrois; die beiden anderen liegen zu beiden Seiten. Vergleicht man die Bilder von Barrois (79c, Taf. 14 Fig. 8, 8a) mit meinen Figuren, so ergiebt sich, dass bei *Bugula* der mittlere Theil des Organes im Verhältnis zu den beiden seitlichen viel kleiner ist, als bei *Lepralia*. Die Zellen, welche die drei im Durchschnitt beschriebenen Körper zusammensetzen, sind von gleicher Beschaffenheit. Sie bilden lange birnförmige, manchmal an den Seiten abgeplattete Zellen, welche sich mit Boraxcarmin gewöhnlich sehr intensiv färben und einen großen Kern mit Kernkörperchen enthalten (siehe Fig. 20—22 und Fig. 49), wo sie, zum Theil wenigstens, im Querschnitt getroffen sind. In Fig. 9 sind einige dieser Zellen im Längsschnitt abgebildet. Die von Barrois beschriebene Höhlung innerhalb dieser Körper habe ich niemals wiedergefunden. Im Gegentheil, die Zellen liegen einander alle mehr oder weniger dicht an und ihre Umrisse sind manchmal sehr scharf.

Verfolgt man nun auf Schnitten den Verlauf der drei genannten

Körper in aboraler Richtung, so sieht man, dass sie sich zuerst an einander legen, um dann weiter hinauf zu verwachsen (Fig. 20—22, 56e und f) und aboralwärts und etwas nach vorn von der Ectodermalfurche einen massiven Körper zu bilden, von dem die drei genannten Zellmassen nur die directen nach der Oralfläche und nach innen gerichteten Fortsetzungen sind. Daher sieht man auch, wenn man die Larve mit der Ectodermalfurche nach vorn, en face, betrachtet, hinter der letzteren drei rundliche Massen liegen, welche, wie hier aus einander gesetzt wurde, Theile ein und desselben Körpers darstellen. Die Figuren 56c bis f machen diese Verhältnisse ganz klar. Schnitte durch den aboralen und vorderen Theil des betreffenden Organs lehren, dass besonders hier die birnförmigen Zellen eine deutliche radiäre Anordnung besitzen und nach dem blinden Ende der Ectodermalfurche convergiren (Fig. 20—22). Nach seinem histologischen Verhalten glaube ich das ganze Organ als eine Drüse betrachten zu müssen, welche möglicherweise später bei der Ausbildung des Hautskeletts thätig ist. Was nun den Ursprung dieser Drüse betrifft, so muss ich wiederum auf meine Fig. 20—22 verweisen. Diese Bilder gehören einem jüngeren Embryonalstadium an, welches ungefähr dasselbe Alter wie der Embryo in Fig. 18 erreicht hatte, und worin das retractile Scheibenorgan eben in Bildung begriffen war. In der aboralen Anlage des Drüsenorgans gehen nun, wie mich dünkt, die länglichen radiären Zellen direkt aus den langen, die Ectodermalfurche bekleidenden Epiblastzellen hervor. Eine Grenze zwischen Epiblast und Drüsenorgan existirt hier nicht, im Gegentheil, die Zellen des ersteren gehen continuirlich in die des letzteren über, und so ist das, was an dieser Stelle eine Veränderung erleidet und nach innen wuchert, das Epiblast. Ich glaube dies um so eher, als ich eine innere vom Ectoderm entfernte Anlage des Drüsenorganes niemals beobachtet habe. Solche Bilder, wie Fig. 20—22 darstellen, habe ich wiederholt gesehen. Man betrachte überdies die anderen Figuren dieser Arbeit, worin die Ectodermalfurche mit dem Drüsenorgan zu sehen ist, z. B. Fig. 18.

Über die Anheftung der Geißeln kann ich leider nichts Sicheres berichten, da ich sie auf meinen Schnitten nur höchst selten antraf. Während sich auf den meisten von meinen Präparaten die Cilienbekleidung gut erhalten hat, finde ich von den Flagellen nur selten Spuren übrig. Ich glaube also, dass diese Gebilde bei Anwendung der Fixirungsflüssigkeiten ungemein leicht abbrechen und zu Grunde gehen.

Hiermit hat der Embryo im Wesentlichen die Organe erhalten, welche im Körper der freischwimmenden Larve vorhanden sind. Die weitere Entwicklung beruht hauptsächlich auf der Ausbildung des Saug-

napfes, des retractilen Scheibenorganes, so wie auch natürlich auf der Größenzunahme des Ganzen. Doch sind die Dimensionen junger und reifer Embryonen desselben Stadiums manchmal sehr verschieden, so dass die Größe eines Embryo keineswegs als Maßstab für das Alter gelten kann.

Eigenthümlich ist weiter die Thatsache, dass die reifen Embryonen kurz vor dem Ausschlüpfen Gestaltsveränderungen erleiden und Formen annehmen, welche von derjenigen der Larve auffallend abweichen. Es tritt dann nämlich bei ihnen die Tendenz ein, sich mehr oder weniger in die Länge zu ziehen. Hieraus resultirt entweder eine ballon- resp. birnförmige (Fig. 16) oder, wenn die Verlängerung noch weiter geht, eine kolbenförmige Gestalt, wie in Fig. 23 dargestellt worden ist. Auch können die Embryonen noch andere Formen annehmen (Fig. 24).

In Folge dieser Verlängerung wird der ursprünglich rundliche Brutraum bedeutend vergrößert, was ermöglicht wird durch die Anwesenheit der oben beschriebenen weichen Cylinderzellenschicht, welche den größten Theil der distalen Blasenwand darstellt. Diese Schicht ist sehr dehnbar und kann, wenn die Vergrößerung des Embryo eintritt, leicht nachgeben. In Folge davon wird sie gegen die Leibeshöhle des Geschlechtsthieres hin sackartig umgestülpt (Fig. 24), wobei die sie aufbauenden Zellen ihre cylindrische Gestalt verlieren, dafür aber stark in die Breite wachsen.

Betrachtet man eine geschlechtsreife Colonie von der Opercularseite, so macht es den Eindruck, als lägen die reifen Embryonen mit ihrem unteren Theile in der Leibeshöhle der Geschlechtsthiere.

Die Larve.

Äußere Verhältnisse.

Die äußeren Charaktere der *Bugula*-Larve sind schon öfters Gegenstand der Untersuchung gewesen. Ich verweise hierfür auf die Arbeiten von Reid (45), Dalyell (47), Nitsche (69), Metschnikoff (69b), Claparède (70), Salensky (74) und Barrois (77 und 82), und habe den vorhandenen Beschreibungen, besonders denen von Nitsche und Barrois, nur wenig beizufügen. Nitsche sieht das retractile Scheibenorgan für einen Saugnapf an, bezeichnet die Ectodermalfurche als Mundfurche, und behauptet irrthümlicherweise, dass dieselbe in einen Darmcanal führe[1].

[1] Salensky (74) hat zuerst bei *Bugula plumosa* den wahren Charakter der Ectodermalfurche anerkannt.

In Übereinstimmung mit Barrois' Angaben über die Larve von *Bugula* (82) besitzt die Oralseite in Folge der stark verlängerten Coronazellen eine geringe Ausbildung, während dagegen die Vorderseite, welche die Ectodermalfurche enthält, sehr in die Länge gezogen ist.

Das retractile Scheibenorgan kann ziemlich weit ausgestülpt werden. Es trägt an seiner freien Fläche zahlreiche äußerst feine Haare, welche ungefähr die Länge der Cilien des Körpers besitzen, sich aber — in Anschluss an Nitsche's Angabe (69) — nicht bewegen und vermuthlich zum Tasten dienen. Nach Barrois (77) sollen sie an ihrem freien Ende gabelig verzweigt sein. Die von Barrois und Nitsche beschriebenen papillenförmigen großen Zellen am äußeren Rande der das Scheibenorgan umgebenden Furche (cavité palléale, Barrois; Scheide, Nitsche) habe auch ich an der lebenden Larve wiederholt beobachtet. Auch am oralen Pole kommen solche Zellen vor; sie gehören offenbar dem Epiblast an.

In Bezug auf die Anzahl und Vertheilung der rothen lanzettförmigen Pigmentflecken muss ich Nitsche's Angaben vollkommen beipflichten. Es sind zehn; sie sind ungefähr in der Äquatorialebene paarig und symmetrisch angeordnet und tragen kurze langsam schlagende Wimpern. Dagegen sind Nitsche's Figuren in Bezug auf die Lage der »rosettenförmigen Zeichnung«, welche ohne Zweifel dem oben beschriebenen Drüsenorgan entspricht, meiner Ansicht nach wenig naturgetreu. Nitsche zeichnet dieses Organ in der oralen Hälfte des Körpers, während es nach meiner Erfahrung mehr aboralwärts liegt und sich in der Nähe des retractilen Scheibenorgans befindet (Fig. 35).

Die frei schwimmenden Larven suchen mit Vorliebe die dem Lichte ausgesetzte Seite des Gefäßes; sie schwimmen munter umher und begeben sich bei ihren vielseitigen Bewegungen auch in die tieferen Wasserschichten. Nitsche erwähnt, dass sie beim Schwimmen manchmal einen braunen Streifen feinkörniger Masse hinter sich zurücklassen. Ich kann dies bestätigen, glaube aber, dass es sich hier um eine pathologische Erscheinung handelt, da die meisten Larven, bei denen diese Ausscheidung eintrat, dem Tode nahe waren.

Bau der Larve.

Die langen, bandförmigen Coronazellen, deren Umrisse schon in den älteren Embryonalstadien sehr an Deutlichkeit abnehmen, unterliegen einer weiteren Degeneration und bilden eine fast ununterbrochene feinkörnige Schicht, worin man die früher regelmäßig geordneten Kerne vergeblich sucht (Fig. 14, 26, 49). Nur in der Umgebung der Ectoder-

malfurche, also an der Vorderseite der Larve, konnte ich bisweilen die Contouren der Coronazellen noch deutlich bestimmen, besonders bei Betrachtung der Larve von der Aboralseite. Zugleich stellt es sich heraus, dass auch die die Ectodermalfurche bekleidenden Epiblastzellen sich zu einer ähnlichen körnigen Schicht umbilden, welche manchmal einen fein streifigen Bau besitzt (Fig. 49). Die Dicke der aus dem Epiblast hervorgegangenen Körnerschicht ist nicht überall dieselbe; in der Umgebung der Ectodermalfurche ist sie am größten (Fig. 26 und 49), nimmt jedoch gegen den primitiven oralen Pol zu in verschiedenem Grade ab (Fig. 14). Nach außen wird die Körnerschicht von einer feinen doppelt contourirten Membran begrenzt, welche sich auch über das Scheibenorgan fortsetzt und die fast über den ganzen Körper dicht angehäuften Cilien trägt[1] (Fig. 14, 26, 49). Diese fehlen nur dem Scheibenorgan so wie der es umgebenden Kreisfurche (cavité palléale). Die Zellen, welche den zuletzt erwähnten Spalt begrenzen, behalten, im Gegensatz zu den übrigen Epiblastzellen, während des Larvenlebens ihren epithelialen Charakter bei (Fig. 5, 26). Sie haben eine viereckige Gestalt, besonders an dem Rande der Kreisfurche und sind daselbst deutlich gegen die Körnerschicht der Coronazellen abgegrenzt. Aller Wahrscheinlichkeit nach treten gerade diese Randzellen bei der lebenden Larve im Umkreis des retractilen Scheibenorgans so besonders scharf hervor.

Gegen den Boden der Kreisfurche zu werden die Epiblastzellen größer und nehmen eine verlängerte Gestalt an (Fig. 5, 14). Über den Charakter so wie über die Kernverhältnisse dieser Zellen bin ich nicht ganz ins Klare gekommen, doch glaube ich, dass ihr protoplasmatischer Inhalt sich in der Regel gegen den freien Theil der Zelle zurückzieht. Das Bild, wie es in Fig. 5 dargestellt ist, habe ich wiederholt gesehen. Die Epithelzellen sind immer scharf von der inneren Füllmasse abgegrenzt. Dies gilt auch von dem Scheibenorgan, welches im ausgebildeten Zustande von der Aboralseite betrachtet eher eine ovale als rundliche Gestalt besitzt (Fig. 53). Über diesen Apparat wurde schon oben ausführlich berichtet. Ich brauche hierauf also nicht mehr einzugehen und kann mich mit einer Verweisung auf die Figuren 14 und 54 begnügen. Nur muss ich noch zweier kleiner Gebilde Erwähnung thun, welche auf Schnitten durch Larven constant zu beiden Seiten der Ectodermalfurche auftreten (s. Fig. 26, 49). Es sind dies ganz kleine Körper, welche in der epiblastischen Körnerschicht liegen und aller Wahrscheinlichkeit

[1] Ähnliches erwähnt auch Barrois (79c) für *Lepralia*.

nach eigenthümlich modificirte Theile des Epiblasts darstellen. Sie färben sich gewöhnlich intensiv und sind aus langen schmalen Elementen (Zellen?) zusammengesetzt. In Lage und Charakter entsprechen sie den kleinen Organen, welche von Barrois in seiner Abhandlung über *Lepralia* (79c) beschrieben wurden, und nach ihm eine große Rolle bei den weiteren Entwicklungsvorgängen zu spielen bestimmt sind[1]. Leider sind die Figuren, welche diese Arbeit von Barrois begleiten, zu sehr schematisch, um hierüber vollkommene Sicherheit zu gewähren.

Auch bei dem Saugnapf der Larve brauchen wir nach dem oben Gesagten nur kurz zu verweilen. Salensky (74) erkannte zuerst die wahre Bedeutung dieses Organes bei *Bugula plumosa*. Seine Epithelbekleidung ist aus Fig. 14 ersichtlich; diese Figur zeigt zugleich, dass die Zellen an der Stelle, wo der Sack mit dem Epiblast zusammenhängt, ihre scharfen Umrisse verlieren und mit einer körnigen Masse verschmelzen, welche, wie es scheint, den Saugnapf mit dem daselbst verdünnten Epiblast verbindet. Eine ähnliche körnige Masse wurde neulich auch von Ostroumoff (85) bei *Cyphonautes* gefunden, und als »substance grenue« beschrieben, welche bei dem Ausstülpen des Saugnapfes als Klebematerial Verwendung finde. Das Lumen des Saugnapfes ist immer sehr spärlich entwickelt und spaltförmig.

Mit Übergehung des Drüsenorganes, welches schon oben ausführlich geschildert wurde, müssen wir noch kurz bei dem Füllgewebe verweilen. Dasselbe fällt während des Larvenlebens mehr und mehr einer körnigen Degeneration anheim (Fig. 14, 26, 49) und enthält zahlreiche zerstreute Kerne, welche möglicherweise zum Theil von den Epiblastzellen herstammen. Hier und da kann man noch den früheren reticulären Charakter wiederfinden.

Die Durchschnittsbilder, welche Repiachoff (80a) von den *Bowerbankia*-Larven gegeben hat, weichen in mancher Hinsicht von meinen Figuren ab. Nach ihm soll innerhalb der Larven »eine, die ganze innere Fläche des äußeren Larvenepitheliums auskleidende, an gewissen Stellen besonders verdickte Gewebsschicht« vorhanden sein, welche ich bei *Bugula* absolut vermisse. Eben so wenig habe ich die »das Homologon des Mitteldarmes« darstellende Zellenmasse, noch auch die große

[1] »La fente ciliée isole deux petits lobes, qui sont aussi formés d'une rangée de longues cellules cylindriques.« »Ils se forment par de simples épaississements de la peau et représentent deux organes importants qui jouent un grand rôle dans la suite du développement et sont destinés à fournir le feuillet externe musculaire du futur polypide.« (79c, 82.)

Körperhöhle der *Bowerbankia*-Larven wiedergefunden[1]. Anstatt der Letzteren enthält die Larve von *Bugula* eine größere oder geringere Anzahl Spalträume in der Füllmasse, worüber schon oben Mittheilung gemacht wurde. Die Lage dieser Höhlungen ist nicht immer dieselbe; jedoch befinden sich die meisten dicht unter der epiblastischen Körnerschicht (Fig. 50). Sehr regelmäßig kommt außerdem in der Nähe des ursprünglichen Oralpoles ein größerer Spaltraum vor, welcher sich um den oralen Theil des Saugnapfes hin krümmt (Fig. 8. 14), und manchmal sehr deutliche plasmatische Überbrückungen und Zellkerne als Reste des früheren Füllgewebes enthält (Fig. 8).

Innerhalb der feinkörnig degenerirten Füllmasse trifft man auf Schnitten hier und da Ansammlungen größerer Körner (Fig. 49), welche sich sehr intensiv färben, und meistens, jedoch nicht immer, dicht unter der epiblastischen Körnerschicht liegen (Fig. 55). Ähnliches bildet auch Repiachoff in seiner russischen Arbeit ab (loc. cit. Taf. IV, Fig. 6 etc.). Könnten diese Körnerhaufen nicht etwa das Material für die Pigmentflecken bilden? Ich würde hierüber keinen Zweifel hegen, wenn ihre Anordnung stets eine symmetrische und paarige wäre, was aber auf Schnitten nicht immer der Fall ist.

Von deutlich differenzirten Muskelfasern, welche unter den marinen Ectoproctenlarven bei *Cyphonautes* nachgewiesen sind (Repiachoff u. A.), habe ich bei *Bugula* nichts gefunden.

Nach der hier gegebenen Beschreibung brauche ich wohl kaum zu betonen, dass die Ansichten oder vielmehr Vermuthungen von Hatschek (77b) über den Bau der *Bugula*-Larve als falsch zurückgewiesen werden müssen. Von einem Darmcanal ist keine Spur vorhanden.

Metamorphose.

Wenn die Larven sich zur Metamorphose anschicken, so fangen sie an sich fortwährend in kreisförmigen Bahnen, manchmal abwechselnd von rechts nach links und von links nach rechts, zu bewegen. Nachdem sie einige Zeit an einer Stelle verweilt haben, schwimmen sie plötzlich weiter und beginnen an einem anderen Orte dasselbe Spiel. Während dieser Bewegungen, welche von schwachen Contractionen des Körpers begleitet werden, wird das retractile Scheibenorgan so weit wie möglich ausgestülpt, so dass seine unbeweglichen feinen Haare deutlich sichtbar sind. Dann erfolgt auf einmal eine starke Contraction

[1] loc. cit. Taf. IV Fig. 6—12.

des Körpers, wobei der Saugnapf nach außen umgestülpt und wahrscheinlich mittels der zugleich ausgetriebenen klebrigen Substanz (s. oben) gegen die Wand des Glases angedrückt wird. Nach Angabe von Barrois wird mit der Evagination des Saugnapfes die Corona umgekehrt und nach innen gezogen. Zugleich wird dann die Aboralseite des Thieres stark gedehnt, so dass aus dieser letzteren fast die ganze Haut des Primärthieres hervorgeht. Bei der Ausdehnung der Aboralseite verschwindet die »cavité palléale«. Letztere Erscheinungen kann ich aus eigener Erfahrung bestätigen; das Umstülpen der Corona ist mir aber wenig klar geworden. Die Larven können sich auch, wie schon von Barrois (79c) bemerkt wurde, an der Oberfläche des Wassers metamorphosiren. In diesem Falle schwimmen sie auf einer dünnen Schicht einer klebrigen Substanz umher, welche sich schwer von dem Thiere trennen lässt, und offenbar von der Larve ausgeschwitzt wird. Das Festsetzen geschieht also nicht mittels des retractilen Scheibenorganes, wie von früheren Autoren (Reid und Nitsche) behauptet oder vermuthet wurde.

Die Larven fixiren sich an allen Seiten des Cylinderglases, also nicht nur an der dem Lichte ausgesetzten Wand des Glases, und zwar auf verschiedenen Höhen unter dem Wasserspiegel.

Scheibenorgan, Ectodermalfurche und Drüsenorgan werden bei der Metamorphose in das Innere des Körpers zurückgezogen[1] und bleiben noch einige Zeit beweglich. Letzteres gilt auch für die Flagellen und Cilien. Das Absterben der Cilien, wobei sie einer körnigen Degeneration anheimfallen, schreitet in der Richtung von der Oral- nach der Aboralseite vor, so dass die Cilien der Aboralseite sich noch bewegen, wenn schon die der Oralseite verschwunden sind. Der ausgestülpte Saugnapf nimmt nun die Scheibenform an und besteht, den Angaben von Barrois (82) entsprechend, aus zwei über einander gelegenen Theilen, welche durch eine deutliche Einschnürung von einander getrennt sind. Der untere Theil geht aus dem unpaaren dicken Vorsprung des Saugnapfes hervor, während der obere Abschnitt von den Wänden des Saugnapfes gebildet wird.

Claparède (70) scheint diese Formverhältnisse des evaginirten Saugnapfes bei *Bugula* übersehen zu haben.

Die zu diesen verschiedenen Umwandlungen erforderliche Zeit ist nicht immer dieselbe. Manchmal verläuft die Metamorphose sehr rasch, manchmal aber auch ziemlich langsam. Das aus der Larve entstandene

[1] Auch Ostroumoff hat dieses bei *Cyphonautes* beobachtet.

Primärindividuum bekommt eine dicke Wand und wird undurchsichtig. Kurz nach dem Festsetzen sind aber die inneren Theile noch deutlich unterscheidbar. Über das Schicksal der Letzteren hoffe ich später berichten zu können. Von ihnen sollen nach Barrois (79c, 82) nur das retractile Scheibenorgan und die beiden an der Vorderseite der Larve gelegenen und als »petits lobes« beschriebenen Gebilde persistiren und die inneren Organe des Primärthieres liefern, während Corona und Drüsenorgan (organe pyriforme) einer Histolysis anheimfallen und zu Grunde gehen. Nach ihm — und die vorliegenden Untersuchungen auf diesem Gebiete scheinen in der That sehr dafür zu sprechen — ist die Entwicklung der Bryozoen keineswegs als eine Metagenese, sondern als eine wahre Metamorphose aufzufassen, wobei die Organe des festsitzenden Thieres sich direct aus bestimmten, in der Larve vorhandenen Organen entwickeln. »Il n'existe de stade, qui réponde à une destruction complète de l'organisme, ne laissant subsister que la peau de la larve remplie par des globules de dégénérescence.«

Haag, Januar 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

f Follikel des Ovariums,
p Richtungsbläschen,
o stationäre Eizelle innerhalb des Ovariums,
h Helm der Brutkapsel,
b Blase der Brutkapsel,
po Cylinderzellenschicht der Ovicellblase,
e Embryo,
x mehrkernige Körperchen innerhalb der Ovicellblase,
ep Epithel des Saugnapfes,
om, *om*[1] Ovicellmuskeln,
eb Epiblast,
hb Hypoblast,
bl Blastocoel,
sp Spalträume in der Füllmasse,
c Coronazellen,
s Ectodermalfurche,
i Anlage des Saugnapfes,
z Zellenmasse im Blastocoel junger Embryonen,
r retractiles Scheibenorgan,

fu Füllgewebe,
a Drüsenorgan (organe pyriforme Barrois),
d kreisförmige Einschnürung des Epiblasts rings um das retractile Scheibenorgan (cavité palléale Barrois).

Alle Figuren sind mit der Camera lucida gezeichnet. Wo die Tinction unerwähnt geblieben ist, sind die Präparate mit Boraxcarmin gefärbt. Bei einigen wichtigen Embryonalstadien (Fig. 1, 6, 10, 14, 19, 31, 41) ist die nat. Größe angegeben.

Tafel 26.

Fig. 1. Schnitt durch ein nahezu reifes Ei, welches sich noch nicht von dem Ovarium getrennt hat. Nat. Größe 0,05 mm.

Fig. 2. Meridianschnitt durch ein in 2 Furchungskugeln zerfallenes Ei mit den beiden Richtungsbläschen.

Fig. 3. Schnitt durch ein Ovarium mit 4 Eiern, von denen nur 2 getroffen sind.

Fig. 4. Schnitt durch ein Ovarium mit 2 Eiern, von denen das eine gegen den Follikel zurückgedrängt liegt. Dieses Bild ist durch Combination zweier auf einander folgenden Schnitte gewonnen.

Fig. 5. Längsschnitt durch den aboralen Theil einer Larve, worin ein Theil der Kreisfurche um das retractile Scheibenorgan (cavité palléale) getroffen ist. Da diese nach oben von den im Texte als »Randzellen« beschriebenen Epiblastzellen überwölbt wird (vgl. Fig. 26), so hat sie hier die Gestalt eines allseitig geschlossenen Spaltes.

Fig. 6. Schräger Schnitt durch eine Blastosphaera. Nat. Größe 0,05 mm. Alaun-carmin.

Fig. 7 u. 7*a*. 2 auf einander folgende Schnitte durch einen zweiblättrigen Keim. Das Hypoblast wird von 4 Zellen vertreten.

Fig. 8. Schnitt durch den oralen peripherischen Theil einer Larve; zeigt den Spaltraum um den Saugnapf.

Fig. 9. Zellen des Drüsenorgans (organe pyriforme), die meisten im Längsschnitt getroffen.

Fig. 10. Ovicelle mit Embryo ungefähr im Medianschnitt. Embryo nur skizzirt. Nat. Größe 0,15 mm.

Fig. 11. Schnitt durch die orale Hälfte eines jungen Embryo, parallel der Äquatorialebene. Auf ihm sind die peripheren Theile der beiden in Fig. 15 abgebildeten Invaginationen des Epiblasts getroffen.

Fig. 12. Längsschnitt durch eine Ovicelle mit einem jungen Embryo.

Fig. 13. Längsschnitt durch eine Blastosphaera.

Fig. 14. Längsschnitt durch eine Larve, senkrecht zu der die Vorder- und Hinterseite verbindenden Ebene. Nat. Größe 0,17 mm.
* Körnige Masse, welche vermuthlich bei dem Festsetzen der Larve als Klebematerial verwendet wird.

Fig. 15. Derselbe Embryo von Fig. 11 im Äquatorialschnitt mehr oralwärts. Das Bild, welches durch Combination zweier auf einander folgenden Schnitte

gewonnen wurde, zeigt die beiden Invaginationen des Epiblasts, den Saugnapf und die Ectodermalfurche.

Fig. 16. Schnitt durch einen älteren birn- oder ballonförmigen Embryo. Die Cilien der Corona sind nicht eingetragen.

Fig. 17. Längsschnitt durch einen jungen Embryo mit Anlage des Hypoblasts.

Fig. 18. Längsschnitt durch einen Embryo mit Ectodermalfurche und Anlage des retractilen Scheibenorgans. Die Schnittfläche läuft ungefähr der die Vorder- nnd Hinterseite verbindenden Ebene parallel. Cilien nicht eingetragen.

Fig. 19. Meridianschnitt durch einen jungen Embryo. Hypoblastzellen mit spaltförmiger Urdarmhöhle. Nat. Größe 0,05 mm.

Fig. 20—22. 3 auf einander folgende Schnitte durch das Drüsenorgan eines Embryo, ungefähr in dem Stadium von Fig. 18.

Fig. 23. Schnitt durch einen älteren stark in die Länge gezogenen Embryo. Das Bild ist nur skizzirt. Im Inneren der ebenfalls verlängerte Saugnapf. Bei + befindet sich in dem folgenden Schnitt das retractile Scheibenorgan.

Fig. 24. Schnitt durch einen ähnlichen Embryo in der Ovicelle. Der Brutraum ist bedeutend vergrößert. Details sind nicht ausgeführt. Bei + liegt auf den folgenden Schnitten das Drüsenorgan.

Fig. 25. Meridianschnitt durch einen jungen Embryo mit der inneren zelligen Füllmasse.

Fig. 26. Längsschnitt durch eine Larve, parallel dem Schnitt der Fig. 14, aber mehr nach der Vorderseite zu. Bei + die Gebilde zu beiden Seiten der Ectodermalfurche, welche vermuthlich den »petits lobes« (Barrois) entsprechen (s. Text).

Tafel 27.

Fig. 27. Schnitt durch ein Ovarium mit 4 Eiern, von denen nur 3 getroffen sind.

Fig. 28. Längsschnitt durch einen Embryo, mit ovalen Coronazellen und innerer Füllmasse. Die Aboralseite des Embryo ist in der Zeichnung nach oben gekehrt.

Fig. 29. Eine in Bildung begriffene Ovicelle im Medianschnitt. Im Inneren des Helmes und der Blase das Parenchymgewebe. Alauncarmin.

Fig. 30. Furchungsstadium 4 von oben.

Fig. 31. » 4 von der Seite. Nat. Größe 0,06 mm.

Fig. 32. » 8.

Fig. 33. » 16.

Fig. 34. » 32. Oralseite.

Fig. 35. Längsschnitt durch eine Larve, nach der die Vorder- und Hinterseite verbindenden Ebene. Nur skizzirt.

Fig. 36. Junger Embryo mit dem äquatorialen aus 2 Zellenreihen bestehenden Gürtel. Nur skizzirt. Die Aboralseite ist nach oben gekehrt.

Fig. 37. Längsschnitt durch einen Embryo mit verlängerten Coronazellen. Die Aboralseite liegt nach oben.

Fig. 38. Querschnitt durch die Ectodermalfurche. Im Inneren die Cilien.

Fig. 39. Einige Coronazellen eines Embryo von der Außenseite gesehen.

Fig. 40. Junges Ovarium mit 2 Eiern. Der Follikel hängt mit einem Parenchymstrang zusammen. Totalansicht.

Fig. 41. Junges Ovarium mit 4 Eiern, von denen nur 3 deutlich sichtbar sind. Nat. Größe ± 0,03 mm. Alauncarmin.

Fig. 42. Reife Eizelle im Durchschnitt. Der Follikelrest hat sich gegen die Neuralwand des Geschlechtsthieres zurückgezogen. Alauncarmin.
Fig. 43. Spindel- und birnförmige Zellen des retractilen Scheibenorgans im Längsschnitt.
Fig. 44. Querschnitt der Cylinderzellen der Ovicellblase.
Fig. 45. Zusammenhang zwischen den mehrkernigen Körperchen (Wanderzellen?) mit der Cylinderzellenschicht der Ovicellblase.
Fig. 46. Idem.
Fig. 47. Idem.
Fig. 48. Längsschnitt durch einen jungen Embryo mit der Saugnapfanlage (rechts) und Ectodermalfurche (links).
Fig. 49. Schnitt durch eine Larve ungefähr nach der Ebene β in Fig. 35.
Fig. 50. Längsschnitt durch eine Larve, skizzirt. Das Bild soll die zahlreichen Spalträume unter der Haut versinnlichen. Im Inneren der Saugnapf.
Fig. 51. Eine Ovicelle mit Embryo. Totalansicht von der Seite.
Fig. 52. Längsschnitt durch einen jungen Embryo mit oraler Epiblasteinstülpung. Die Aboralseite liegt nach oben.
Fig. 53. Das retractile Scheibenorgan einer Larve von der Aboralseite gesehen.
Fig. 54. 3 Längsschnitte durch das retractile Scheibenorgan einer Larve. Zwischen a und b, so wie auch zwischen b und c liegen einige Schnitte, welche nicht abgebildet worden sind; b geht ungefähr durch die Mitte des Organes.
Fig. 55. Die Ectodermalfurche einer Larve im Längsschnitt, um die beiden Körneransammlungen (γ) unter der Haut zu zeigen.
Fig. 56. 6 Schnitte durch eine Larve um ihren inneren Bau und besonders das Drüsenorgan zu veranschaulichen. a—f folgen der Reihe nach, jedoch liegen zwischen je zweien zwei oder mehr Schnitte, welche nicht abgebildet worden sind. a stellt einen Durchschnittt ungefähr nach der Ebene α in Fig. 35 dar, d und f solche nach der Ebene β resp. γ.

Eyes of Molluscs and Arthropods.

By

William Patten,

from Boston, U. S. America.

With Plate 28—32.

Introduction.

The following studies were begun at the Zoological Station in Naples late in the Spring of 1885, and were continued with several interruptions until the following January.

It is difficult to express my gratitude to the Director and Assistants of the Zoological Station for the personal kindness shown towards me; to do it in words would sound extravagant to those who did not understand the peculiar circumstances. It is with mingled feelings of humiliation and admiration, that I contrast the uncertain and hesitating support given by Americans to such a purely scientific undertaking, with the frank and generous manner in which Americans have been invariably treated by the Director of this institution. Whatever may be the reasons, or apologies that could be offered for such a condition, I sincerely hope and trust it will not remain so long.

It was my intention, originally, to study the anatomy and development of the eye of *Pecten*, hoping to find some explanation for the presence of such a large number of highly developed eyes — if indeed they were such — in an animal which, apparently, could make no special use of them.

Accepting the modern theories of evolution, we are brought to a stand-still in attempting to apply this method of reasoning to the origin of the eyes of *Pecten*. There can be no doubt that structurally, they are as perfectly adapted for seeing as those of the Cephalopods. But while two eyes are sufficient for the latter animals, *Pecten*, whose

complex of activities is far less intricate, is provided with nearly fifty times as many! It is absurd to suppose that these inactive creatures, with hardly a trace of the higher animal functions, should need a hundred eyes. But if they are not necessary, how could they have been developed by natural selection? Even supposing them once developed, they must be an enormous vital expense for which the animal gets no return. It is contrary to all our conceptions of evolution, to suppose that these expensive organs can be long sustained without some beneficial return to the animal. But they must have developed once, and we may be sure they did not spring into existence, Minerva-like, armed with all the functional powers their complicated structures would indicate. What factors, then, could force the development of these organs to their present height, and sustain them there? That was the question which first induced me to study these eyes more closely; the facts related in the following pages furnish, I believe, a partial solution to the problem.

I desire to say a word in justification of certain statements, to be made in the following paper, which may appear too dogmatical, or without sufficient foundation in fact. I am, I believe, perfectly conscious of the uncertain ground upon which I tread. That my statements concerning the original function of the ommatidia, of the eye, and of animal pigment, are positive, is just what I desired. Facts must be tested in two ways: first, by observation, and second, by their »touch-stone« properties. An observation that explains nothing is no more a fact, than an explanation founded upon nothing. In this paper, I have attempted to apply the same principle. I consider my observations as worthless without their »better halves«, the deductions. My observations have been tested by their ability to support reasonable deductions. It is not a theory that I have tried to make, nor observations, but to marry theory to observation, to obtain facts.

Positive statements have been made for several reasons: first, for the benefit of the reader, that he may understand what I consider to be the signification of the observations; he may then reject, or accept them as he sees fit; secondly, because, I believe, to weigh an observation with this and with that, and after a long discussion come to the conclusion that we know nothing at all about it, only burdens to no purpose the already overladen literature, and might better have been left undone.

I hope the reader will treat my deductions in the same spirit that they were given, not as dogmatic statements, but as tests of observations.

From the unsatisfactory results obtained by the study of *Pecten*

alone, I was led into other fields where I should have been working still, if circumstances had not obliged me to bring this paper to a close.

The arrangement of these pages does not follow the order in which the observations were made, nor any system, except that which appeared to lead up to a better understanding of the more complicated eyes.

My studies upon the Arthropods have led me to conclusions as widely different from those of GRENACHER as could possibly be the case, even in such complicated structures as the Arthropod eyes. I have the more faith in the observations, since they lead to the reduction of the essential parts of all visual organs to one structural plan, which can be followed through the whole animal kingdom, from the lowest to the highest.

I have endeavored, first of all, to obtain as accurate a histological knowledge as possible of any one eye; upon this knowledge I have based my conclusions concerning those of other groups or genera.

GRENACHER's ideas have received such universal acceptance, that it is almost entirely with him I have to deal. But my own observations, and the interpretation I put upon them, differ so widely from his, that it is impossible to accept his terminology without great confusion. Whenever it was possible, I used old names rather than invent new ones: but in many cases, I was obliged to adopt the latter course. In the following, the meaning of the new terms, and the added or modified signification attached to the old, will be explained.

In many places upon the Molluscan hypodermis, especially those parts exposed to the light, the cuticula is divided into two layers, an outer structureless one, the corneal cuticula, and an inner layer, the retinidial cuticula, filled with the retia terminalia, or ultimate ramifications of the hypodermic nerves.

The ommatidia (Pl. 32, figs. 128, 132 etc.), or structural elements of all eyes, consist of from 2 to 4 colorless cells, the retinophorae (*n. rf.*), surrounded by a circle of pigmented ones, or retinulae (*pg.*).

The cuticular secretion of each cell forms a rod, containing a specialized part of the retia terminalia, or retinidium.

In the more specialized ommatidia, the rods of the retinulae disappear, leaving the double (Molluscs, Worms etc.) and quadruple (crystalline cone of Arthropods) rods of the retinophorae.

The apposed walls of the retinophorae disappear to a greater or less extent, so that the nerve fibres between the cells come to lie in

the centre of the group, and constitute the axial nerve (Pl. 32, *ax. n*).

The retinulae become modified at certain levels into pigmented swellings for the protection of corresponding parts of the retinophorae: the remaining parts are reduced to colorless and hyaline rods, the bacilli *bc*.

The retinophorae in the Arthropods are expanded at their outer ends to form the calyx (fig. 128, *c. c.*) containing the crystalline cone. The attenuated inner ends are united to form a hollow tube, the style, (fig. 128 *st.*); the expansion of the inner end of the style, the rhabdom of GRENACHER, is called the pedicel (*pd*).

The fused, membranous, outer continuations of the inner row of retinulae constitute the sheath of the calyx (fig. 128 rt^2).

The compound Arthropod eye consists of a double layer: a thin outer one, the corneal hypodermis, secreting the corneal facets (fig. 128 *c. hy.*); and a thick inner, or ommateal layer, consisting of the united ommatidia.

A retineum (fig. 132) is a collection of ommatidia in which the retinidia of both retinulae and retinophorae, or of the latter alone, form a continuous layer, the retinulae retaining their pigment and primitive arrangement around the retinophorae: e. g. invaginate eyes of all Molluscs (except *Pecten*).

An ommateum (figs. 133 and 138) is a group of ommatidia in which the retinidia, produced by the retinophorae alone, are completely isolated; e. g. the compound eyes of Arthropods and Molluscs. A retina (fig. 140) is composed of a group of ommatidia in which the retinulae have lost their rods and are transformed into pigmentless ganglionic cells; e. g. *Pecten* and Vertebrates.

The term ommerythrine, I have applied to the red pigment in all eyes, whether confined to the rods alone, to the retinulae, or to the underlying tapetum.

Chapter I. Mollusca.

Arca.

Arca Noae, and in fact all the species of this genus which I have examined, are extremely timid animals, the slightest disturbance being sufficient to cause them to close their shells for two or three hours. One unconsciously associates with nearly all Molluscs great stupidity and sluggishness; I was, therefore, surprised to see how quickly speci-

mens of *Arca Noae* closed their shells whenever a slight shadow was cast upon them. If, for instance, an aquarium containing one of these animals is placed in a room well lighted from both sides, and a hand put in front of the glass (care being taken to avoid any jar or shock to the water), a faint shadow will be cast on the animal, sufficient, in spite of its indistinctness, to cause it to close its shell with remarkable quickness, but always one or two seconds afterward, the promptitude depending upon the depth of the shadow. The sensitiveness and rapidity of reaction depend also upon the vitality of the animals, always being less in those which have been for some time in confinement, yet still so great, that those kept two or three months in small aquaria, with no special provision for food, never failed to close the shell when a shadow was thrown upon them. Still other simple experiments show that it is not necessary to cast a shadow upon them, in order to prove that they have organs specially sensitive to light. If, for instance, an ordinary, black lead pencil, or any other equally small object, is approached with extreme caution within two and a half or three inches of the anterior end of the open shell, and in such a position that no perceptible shadow falls upon the animal, it at once closes its shell, and with the same energy as when a deep shadow is cast upon it. If, on the other hand, a glass rod is brought within the same distance of, or even much nearer to, the anterior end of the open shell, and moved quite rapidly to and fro, no effect is produced upon the mussel. The last experiment shows that, in the trial with the pencil, the closing of the shell was not produced by the disturbance of the water, since in the former experiment care was used to avoid that effect, while in the latter, even a decided agitation produced no result. All three experiments — with the shadow, a small dark object, and a small transparent one, — were repeated at least twenty-five or thirty times with different animals, and under different circumstances, and invariably gave the results related above. Moreover, I have watched the animals many times for extended periods, but have never seen them close the shell, unless startled by some sudden change in the intensity of light, or by shocks or disturbance of the water in which they were.

I have not made any experiments upon *Arca barbata* or *A. tetragona*.

It is only reasonable to suppose that the organs of vision, which by the foregoing experiments we have proved to exist in *Arca*, must be situated upon that portion most exposed to the light; and, indeed, such is really the case, for on examining the exposed part of the mantle edge,

one readily sees, with an ordinary hand lens, innumerable, small pigment spots, which, upon closer inspection, prove to be highly organized eyes. But before we describe more minutely these interesting organs, it will be well to give a general idea of that portion of the mantle upon which they are located.

In all the species examined, the same division of the mantle edge into shell, ophthalmic, and velar fold was found (Pl. 30, figs. 55 and 56), all three extending along the entire edge of the mantle. In sections, one sees that the shell, or outer fold[1], whose inner wall is slightly thickened, is thin and deep (*s. h. f.*). The ophthalmic fold (*o. f.*) is somewhat thicker and taller than the former; its free end is thickened and bears the eyes. It is usually covered with dense, dark brown or black pigment, most abundant on the branchial side. The velar fold is the largest, (*v.*) although very insignificant when compared with that of *Pecten*, and is covered with dark brown pigment, specially abundant at the anterior, and posterior portion of the mantle.

The velum of *Arca barbata* is well developed and forms a thin, narrow and colorless band in the middle of the mantle, while towards the anterior end it becomes deeply pigmented on both sides, and more than twice as broad as before.

In all three species, the anterior portion is especially thickened and completely covered with a coat of dark brown, or black pigment, the intensity of which seems to depend upon the health of the individual animal, and always diminishes with prolonged confinement. If the edge of the mantle be now examined with a pocket lens, a nearly regular row of dark brown spots will be seen, arranged along the summit of the ophthalmic fold, larger near the pigmented anterior and posterior thickenings, but smaller and much more numerous in the median portions. None are to be found near the hinge, on the last centimetre of the anterior and posterior edge of the mantle. These eyes may be divided into three kinds, the faceted, the invaginate, and the pseudo-lenticulate eyes, the first named being the most highly developed. They form slightly flattened, hemispherical elevations of the epidermis, confined to the anterior and posterior thickenings of the mantle.

The surface of the elevations appears to consist of a varying number (10—80) of perfectly transparent and refractive lenticular projections of the cuticula, which, when viewed from above, appear like

[1] In speaking of the mantle, the inner surface means towards the branchial cavity, and the outer toward the adjacent shell.

perfectly round, black holes, separated from each other by chocolate brown pigment. The statement of Will is perfectly justifiable, that »one might name them aggregate eyes, for they have all the characteristics of those compound eyes, which we are accustomed to designate by that name.«

In one example of *Arca Noae*, 8,5 cm long, I have counted 133 faceted eyes in the left mantle edge, and 102 in the other. In the upper edge, I have counted 30 in the first centimetre, and 37, 18 and 10 successively in the three following. Then comes a wide space without faceted eyes, succeeded by three centimetres, each containing 14, 20 and 4 eyes respectively.

I have said that these eyes were arranged at perfectly regular intervals, this is, however, not strictly true, although, when observed with a hand lens, such is the general effect produced. One often sees two eyes so close together that they form one large, oval and double eye spot (fig. 41). This occurs so frequently that, in one individual, I have counted four or five such double eyes in various stages of union; from one in which they form two eyes, so near together as to touch each other, to those in which the double origin is only indicated by a slight departure from the usual circular outline, and by a shallow, hardly perceptible furrow in the middle. Now, since the single eyes vary considerably in size, it is difficult to determine in all cases whether some of the larger are formed by the fusion of two smaller, — the traces of union having entirely disappeared — or whether some of the latter were originally formed by the concrescence of two still smaller eyes. On the branchial side of the ophthalmic fold, that is on the side towards the light, the hypodermis with its cuticula is especially thickened and contains numerous isolated, or scattered ommatidia in a high stage of development (figs. 46 and 47).

In *Arca barbata*, I have found, in a specimen measuring 5 dm in length, 91 faceted eyes on one side of the mantle, and 83 on the other, making in all 174, about the average number.

In *Arca tetragona*, 10 to 15 mm long, there are from 25 to 30 faceted eyes in each mantle edge.

Each eye is situated in a triangular, pigmented area; in the thickest part of the mantle, the areas fuse with each other to form a continuous, pigmented layer. The isolated areas differ in the intensity of their coloring; they are usually Vandyke brown, and contain a number of darker, irregular, pigment spots, largest and most numerous in the immediate vicinity of the eye. In some cases these spots are absent.

The pigmented areas culminate in a slight elevation, on the summit of which the eyes are usually situated; they either project some distance above the surface, or occupy shallow depressions, where they hardly more than attain the level of the surrounding epithelium. In all cases, they are surrounded by a narrow and less deeply colored furrow (figs. 44 and 45).

The invaginated eyes are smaller, and more easily overlooked, than the faceted ones. They form a narrow band along the summit of that portion of the ophthalmic fold, beneath the ventral opening in the shell through which the byssus projects. A certain amount of light can always penetrate this opening, which cannot be closed, and is only protected by a brush-like outgrowth of the cuticular covering of the shell. These eyes are perfectly black, round or oval, pigmented cups varying in size from .014 to .07 mm in diameter. Sometimes they form the floor of shallow, saucer-like depressions of the epidermis, or, as in the more perfected forms, lie at the bottom of deep pits, whose openings have often become constricted into narrow slits, extending at right angles to the edge of the mantle. In the oldest examples, the pits are less numerous, or often absent, on the anterior portion of the mantle, where the faceted eyes are most abundant: in the middle, where the faceted eyes are absent, they reach their highest development. In the posterior portion there are a few faceted eyes and numerous invaginated ones of all sizes and degrees of development, so that in many cases it is difficult to tell whether they belong to one type, or the other. The arrangement described above is that generally met with, and although there is a wide individual variation, one is always sure to find certain areas occupied by both faceted and invaginated eyes, together with numerous, intermediate forms (figs. 46 and 47). The larger, and more highly developed, invaginated eyes are arranged in a single row along the summit of the ophthalmic fold, often so near together as to touch each other; while, on each side, but more especially on that next the velum, are innumerable, smaller eyes showing all gradations, from simple pigmented spots, or even clusters of two or three pigment cells, to the fully formed eyes.

The mantle edge in this region is colorless, with the exception of pigmented areas similar in size and shape to those in which the faceted eyes are situated. The number of these pigmented areas is much smaller than that of the eyes, several of which are often situated in one of these spots. A network of shallow canals, formed by simple folds of the skin, is distributed over the edge of the mantle. The invag-

inated eyes are usually situated in cross canals so that, in most cases, the smaller ones appear like simple, pigmented pits in the floors of the canals. It often happens that, when these eyes are examined from above, in surface preparations, they appear like very black, round, pigment spots, and it is difficult to believe they are really sunken below the surface. But on the other hand, if the openings of the pits be closed, as is often the case, one sees a black, narrow, and slit-like opening with the fainter outline of the retina beneath (Pl. 30, fig. 47). In the latter instance, it is hardly necessary to prove by means of sections that they are pigmented pits sunken below the surface; in fact they are exactly the same as those simple, invaginated eyes in the tentacles of *Patella*. The number of these eyes is something extraordinary, when we consider that these retiring animals are already provided with about 250 very perfect eyes. I have counted in *Arca barbata*, $5^1/_2$ cm long, as many as 420 or 430 eyes on one side, and 440 or 450 on the other, not including a number of very small ones, difficult to distinguish from ordinary pigment spots.

There is still a third form of eye, the pseudo-lenticulate, resembling the last type, but not invaginated, and consisting of a few retinal cells (to be soon more accurately described), covered with a lenticular and refractive body like a cornea, or lens. These forms, difficult to recognize except in sections, are distributed irregularly among the invaginated eyes, with which they are brought into close relationship by a number of intermediate forms. I estimate that there are about a hundred such eyes in each mantle edge (fig. 54).

Here then we have a genus of almost motionless and helpless animals whose complex of activities consists in hardly more than closing the shell to avoid an enemy, or opening it to obtain nourishment, and yet each of these lowly organized animals has 250 compound eyes, each of which (as we shall see later) is apparently as complicated an organ as the eye of such active and carnivorous Amphipods, as *Gammarus* or *Orchestia*. It has 800 or 900 eyes like these of *Patella*, and then about 200 simple and minute ocelli, making a sum total of about 1300 eyes for each individual, not including numerous, small groups of ommatidia, too minute to be easily counted by means of an ordinary pocket lens.

Historical.

When we consider that these remarkable eyes, which even a casual observer could not fail to see, have since 1844 been known to

exist, it seems hardly credible that they should have so long escaped that thorough examination, which many less conspicuous and deserving organs received long ago.

As early as 1844, Will (5) furnished us with the first notice of these eyes. He recorded a number of fairly accurate statements of their general appearance and distribution, and, moreover, fully recognized the compound nature of the faceted eyes, the only ones he appears to have seen. His mind seems to have been strongly impregnated with terms applied to the various parts of the Vertebrate eyes, and, apparently on the supposition that, either physiologically or morphologically, equivalent parts were to be found in all eyes, he has applied to the Mollusca, terms from Vertebrate anatomy, when a better knowledge of the facts shows that the parts, thus designated with the same names, are widely different structures, and can neither morphologically nor physiologically have any characteristics in common. A certain »a priori« bias is produced, which tends to confusion, and from which it is difficult to rid the mind. For instance, a simple fold formed by abnormal contractions, he has, in *Pinna,* called an iris, and has applied the same name to the circle of pigment cells surrounding the retinophorae. An ommatidium, he called a simple eye, which, indeed, could hardly have been nearer the truth, even if he had had a much more extended knowledge of the matter than he really did. The terms tapetum, choroidea, vitreous body, and iris, appear at all times, and in places where it is difficult, but in fact hardly necessary, to determine to just what structures these terms were applied. His imagination carried him so far that he has described minutely eyes of certain genera of Mollusca, that it has required nearly forty years to prove do not exist, unless indeed he examined other species than those at the command of subsequent workers. I repeat it is a remarkable thing that this description, as accurate in observation as it was fantastic in conception, should not have drawn the attention to this subject that its importance deserved, or provided us with a more detailed description of one of the most remarkable systems of eyes — if I may use the term — at present known to exist in the whole animal kingdom.

Subsequent authors seem to have been satisfied with Will's description, and deemed further knowledge on the subject unnecessary. This was the case with Siebold (7), Schmidt (17), Sharp (18) and Gegenbaur (14). The latter erroneously speaks of the eyes of *Arca* and *Pectunculus* as being borne upon special eye stalks. He also says, referring to the eyes of *Pecten*, *Spondylus*, and other Lamellibranchiata,

p. 367, »Obgleich in dem Baue dieser Augen manches Eigenthümliche besteht, so stimmen sie doch im Wesentlichen mit den Sehorganen anderer Mollusken überein«. This statement indicates more faith in the uniformity of structure of Molluscan eyes, than actual observation.

These are the only remarks upon the eyes of *Arca*, to my knowledge, up to 1883, when CARRIÈRE published an imperfect and inaccurate description of the eyes of *Arca* and *Pectunculus*, in which he fails to add anything new to the subject. At the same time, he exposes himself to the charge of plagiarism, for he lays special stress on the fact that the eyes of *Arca* are compound, or »fan eyes« as he calls them, and passes over in silence the fact, that WILL had long ago fully recognized the same — which has not been mentioned by any recent author, — in an article no longer easily accessible. He has, moreover, produced drawings of sections, cut with a modern microtome and prepared with all the help modern histological technique can give, in which he has represented, and also described in the text, the eyes as being formed simply of cone-shaped cells coated with pigment, each one being provided with a lens-like thickening of the cuticula. A reference to my own drawings will give an idea of how accurate I consider his descriptions to be. Such observations are of double harm, for they not only introduce false notions into science, but disarm suspicion, coming, as they do, from one who has made a specialty of the subject, and who is, presumably, equipped with a technique, which should enable him to keep pace with the progress of modern histological research.

The compound eyes, as we have already said, consist of from 10 to 80 ommatidia, and measure from .07, to .14 mm in diameter. Each ommatidium consists of a central, colorless core, formed of two fused cells, whose bases are directed outward and support a double, highly refractive, and transparent rod. The central cells, or retinophorae as we shall call them, are surrounded by eight pigmented cover cells, or retinulae, arranged in two rows of four each, one above the other (Pl. 30, fig. 59). The whole ommatidium, which is about .04 mm long, is wedge-shaped, the apex being directed inward. In order to obtain a good idea of the structure of these compound eyes, it is necessary to resort to some macerating fluid in order to separate the different cells; if the maceration is stopped at different stages of

completion, preparations can be made of the isolated ommatidia in all stages of disintegration. The maceration must be complete, in order to isolate the retinophorae from their investing pigment cells. When this is successfully done, these cells, on account of their characteristic shape and general appearance, can at once be distinguished from all others. They vary considerably in size, probably due to the fact that they come from eyes in different stages of development, or from different parts of the same eye. This variation, however, does not affect their characteristic form, since they are in all cases wedge-shaped, with a blunt outer end, and a pointed, inner extremity prolonged into a long, varicose nerve fibre (figs. 52 and 59). The transformation of the inner extremity of these cells into nerve fibre is so gradual, that it is impossible to say where the one ends or the other begins. This is characteristic of the retinophorae in all Mollusca, and is in marked contrast with the nerve endings on the surrounding pigmented cover cells, or, indeed, on the indifferent cells of the epithelium. If the maceration has been carried so far as to separate the rods from the retinophorae, it will be seen that the broad end is abruptly rounded, and that, at the very outer limits of the cell, but always on one side, a nearly spherical nucleus is situated. It is filled with many fine and deeply stained granules, while, in the centre, is a small but distinct nucleolus. The nucleus is placed so close to the cell wall, that it is often difficult to distinguish their respective boundaries. On the side of the cell opposite to that on which is situated the nucleus, is an irregular, roundish and refractive body, absorbing little coloring matter, but sufficient to distinguish it as the abortive nucleus of the second of the two cells composing the retinophora. It is not always easy, and in many cases I have found it impossible, to satisfy myself of the presence of this body, but the shape of the cell, and the lateral position of the other nucleus, indicated that the retinophorae were, in all cases, formed by the fusion of two cells, although it was not always possible to distinguish both nuclei. The broad, outer end of the retinophorae, — in the broadest part about .005 mm wide, — is filled with a clear, finely granular protoplasm, a narrow area of structureless and refractive fluid surrounding the larger nucleus. The remaining portion of the cell is occupied by closely packed, transparent and refractive globules, divided into two groups, an outer one composed of larger globules, and an inner one of smaller ones. They are easily destroyed by too much maceration, but, since a prolonged treatment is necessary to separate these cells, it is difficult to observe this structure, although I have seen it often enough, and with sufficient clearness, to

be confident that it must be the normal condition. This globular structure is found in the colorless cells of *Haliotis* and *Patella*, and is probably characteristic of these elements. When macerated either in osmic and acetic acid (according to HERTWIG's formula), or in dilute sulphuric acid, the globular contents of the cell shrink into a small and refractive body situated in the middle of the cell; the remainder of the cell then appears to be filled with a clear fluid, while, just back of the nucleus, a partition is formed, dividing the cell into an external part containing the nucleus, and a large internal portion once filled with refractive globules.

In sections, and in partly macerated specimens, it is seen that the retinophorae are capped by an oblong, transparent and refractive body, which at once suggests that it is a corneal facet, or cuticular lens. This, however, I am convinced is not its true nature, but, on the contrary, its structure, and abundant supply of nerve fibres, shows that it is the light perceiving element of the eye, or the rod. This rod is brilliantly refractive and perfectly colorless. The inner surface has the same curvature as the outer wall of the underlying cell. The somewhat broader, distal end is well curved in *Arca Noae*, but is somewhat flatter in *Arca barbata*; in cross sections it is perfectly spherical. The same fact may be observed in the living eye by looking directly into the ommatidium, when one sees through the perfectly transparent rod the black pigment beneath, producing the effect of a deep and round, black spot surrounded by light chocolate-colored pigment cells. In longitudinal sections, one sees an extremely thin, cuticular-like outer layer, covering the outer surface of the rods, and continuous with the cuticular of the pigmented cover cells. Toward the edge of the rods, it is more distinct, and there passes over to form the very much thicker, cuticular layer of the cover cells. It is in specimens macerated in sulphuric acid, that one is best able to demonstrate this membrane, for by this method, large pieces with several rods attached may be easily separated. I have spoken of these structures as the rods, while, in reality, they are formed by the fusion of two pieces, but so closely and intimately applied that it is not always easy to demonstrate their dual origin. To do this with fresh and but little macerated specimens is well nigh impossible, except in abnormal cases. I have found two such cases, in which the freshly macerated rod was formed of imperfectly joined halves, the configuration of each half being as distinct, as though they belonged to two separate cells (fig. 52). Such cases are, however, rare. On the other hand, if the cells were thoroughly macerated, in every rod could be seen a median divi-

sion, with a corresponding indentation on the outer surface. This dividing line could be distinguished from the longitudinal pores of the rod in two ways, first, by its greater distinctness, and, second, by the fact that, during a revolution of the rod on its axis through an angle of 90°, it disappeared, reappearing by a further revolution. This shows that the median line is an optical section of the plane between the component halves of the rod. Each half of the inner surface of the latter is convex, a cross section of the lower end of the rod always giving a more or less circular outline, containing two ovals, — varying in size with the niveau of the section, — separated by a central band. On the other hand, a longitudinal section of the rod may be doubly concave on its inner surface, while, if the plane of the section is turned through an angle of 90°, the result is a simple, concave outline. The rods never become turbid by the action of any of the usual histological reagents. In sulphuric acid, they expand somewhat at the outer end, thus slightly exaggerating their normal shape. By a prolonged action of chromic acid, they become constricted in the middle, while the outer and inner ends assume about the same width. After a long treatment with haematoxylin, they stain an intense blue. When studied with an immersion lens, a series of fine, cross lines, whose curvature corresponds with that of the outer surface of the rod, can be seen. These lines, which appear to be composed of minute dots, or dashes, decrease in distinctness and frequency towards the inner ends of the rods. Other lines which, in this case, seem more like pores in the substance of the rod, begin at the base, where they are quite broad and well defined, and extend nearly parallel with each other toward the outer surface, where they finally disappear (fig. 59).

Each retinophora, with its double rod, is completely surrounded by eight pigmented cells, four forming an inner, and four an outer row. Each one of the four outer cells is laterally flattened, the inner two thirds being reduced to very thin colorless bands, consisting of hardly more than the cell walls, while the outer ends are wide and thick, and filled with a dark brown pigment. The centre of each thickened end is thinner than the sides, and is closely applied to, and conforms with, the surface of the retinophorae. In sections, therefore, the inner contour of the four pigment cells forms a circular space filled by the retinophorae, while the outer contour is more or less pentagonal, or hexagonal.

In the centre of the pigmented ends of these cells, is situated the oval nucleus, which usually causes a protuberance upon that surface of the cell turned away from the retinophora. The outer end of the cell is

capped by a thick layer of transparent, and perfectly homogeneous cuticula. The inner, membranous prolongations consist of flattened, and longitudinally striated bacilli, which end abruptly in three or four short, root-like fibres. The expanded pigmented ends, as far as the base of the nucleus, form a broad collar for the retinophorae (fig. 59).

The inner circle of cover cells consists of four wedge-shaped, and deeply pigmented cells, covering the two inner thirds of the retinophorae; they are widest and thickest at the outer limit of the pigment. There, the outer edges are bevelled, and rapidly decrease in thickness to a very thin, structureless membrane, continued as far as the outer extremity of the rods. The membranous prolongations of these four cells unite to form a delicate sheath surrounding the outer portion of the retinophorae, between them and the external cover cells, thus indicating that the cells, to which these membranes belong, are more intimately connected with the retinophorae than the outer row of pigment cells (fig. 59 *rt. s.*). The proximal ends of the four inner cells are narrowed nearly to a point. The outer cells are so arranged that their narrow, basal portions cover the line of contact of the adjacent, inner cells. The oval nuclei of the latter are situated in the middle of the cells, and thickly surrounded with pigment, so that they are seldom seen, except on cross sections. They stain deeply, and with a dullness which is in marked contract with the lighter, but clear and sharp stain characteristic of the nuclei of the retinophorae.

Since the whole ommatidium is simply a highly specialized portion of the hypodermis, we should expect to find the same method of nerve endings there, as in the less modified portions. On sections of the eye, it is hardly possible to observe more than the passage of nerve fibres through the basal membrane, and along the cells towards the surface. Isolation of the cells by maceration, according to the methods described below, furnishes the best results. Unfortunately I was not able to obtain perfect control of the process, and the results often varied, especially as far as a complete and rapid isolation of the cells was concerned; for sometimes only 24 hours maceration in bichromate of potassium, 2%, disassociated the cells completely, and, at the same time, in a remarkably perfect and normal condition, a result which, at other times, was only imperfectly effected after prolonged maceration, and after many important characteristics of the cells had been destroyed. I am inclined to believe that it depends on the physical condition of the animals experimented with; perfectly healthy and fresh ones being more difficult to treat than those which have become weaken-

ed by prolonged confinement. It is, however, not at all difficult to obtain excellent preparations, in which the nerves now to be described may be easily studied.

Among the isolated cells of such preparations, one can easily distinguish the retinophorae — either with or without the rods — sometimes with the pigmented cover cells attached to them. It is very seldom that one can trace the nerve fibres, or find their broken ends upon the outer row of cover cells, but I have succeeded in doing so several times. In such cases, one sees extremely fine fibres, either running along the stalk of the cell, or projecting considerably beyond its base. The fibre is often free everywhere, except at the outer, or pigmented, end of the cell, to which it is attached so firmly, that considerable rapping upon the cover glass is necessary before it can be entirely isolated; and, indeed, even with the roughest treatment, it is sometimes impossible to separate it from the cell. This is due to the fact that lateral nerve fibrillae, applied to, or penetrating, the cell wall, are only formed at the pigmented portion of the cell, in which the nucleus is situated.

The nerve fibres of the inner row of pigment cells are larger and more numerous than those of the outer row. To study these nerve fibres, the cells must first be isolated, to do which requires a more prolonged maceration than is necessary for those of the outer row. Very instructive preparations are obtained by a slight maceration, which not only separates the ommatidia from each other, but removes the outer row of pigment cells, leaving the retinophorae and their rods still surrounded by the inner row of retinulae. The whole group of cells has a conical shape, the rod forming the outermost and widest part (fig. 59). By further maceration, the inner row of pigment cells is isolated, and one may then distinguish, on each side of the flattened surface, from two to five refractive and colorless lines, which are seen to be distinct fibres, and not cell markings as might easily be supposed from the fact that, in almost every cell, some are either partly detached from, or project beyond, the inner end of the cells (fig. 60). With a good light, and a strong immersion lens, one can see exceedingly fine, cross fibrillae, which arise, at quite regular intervals, from the larger, longitudinal nerve fibres: where the latter project beyond the cell, the lateral fibrillae may still be seen, no longer as straight as before, but either so closely curled, or so strongly varicose, that one would hardly recognize them as fibrillae. In the usual macerated preparations, these pigment cells extend only about two thirds of the way from the basal membrane towards the outer surface, where they appear to cease abruptly. If, however, the cells be iso-

lated in weak sulphuric acid, their outer thirds are retained as thin and transparent membranes, along which one may see several fine lines, undoubtedly the continuation of the nerve fibres, seen more distinctly on cells prepared in other ways. The inner ends of these pigment cells end in a rather blunt point, on which I have not been able to distinguish those root-like fibres, so common upon the inner ends of most epithelial cells. But this very circumstance makes it much easier to follow those nerve fibres, just described, through the basal membrane inwards, a considerable distance, until they are lost in the mass of scattered fibres which supply the eye.

It is difficult to obtain isolated retinophorae intact, and in a condition to show the nerve endings. It is necessary to seach until a good example is found. The best way is maceration in $^1/_{20}$—$^1/_{50}$ % chromic acid, for ten or twelve days. The rods are somewhat shrunken in the centre by this process, but are provided with a number of long fibres, whose free ends project some distance beyond the inner edges of the rods. These free ends are covered with a great number of fibrillae, which branch from the main fibre at right angles, and, projecting a short distance, end in a minute, refractive globule (fig. 48). The fibres may be followed along the outer surface of the rod, where they form a complete network of distinct, longitudinal fibres, and small, irregularly distributed, cross ones, or fibrillae. At the outer end of the rod, the longitudinal fibres become continuous with each other by means of connecting loops, as I have distinctly seen in several cases. The loops may be distinguished from the other cross fibres, by their greater size and distinctness (fig. 59). It is very difficult to find retinophorae, treated in this manner, which have the rod still attached, therefore it is not possible to follow the nerve fibres along the whole length of the cell, because they are so intimately united with the rods that, when the latter are detached, the nerve fibres are carried with them. Yet I have seen the retinophorae with the rod still attached, and have followed the nerve fibres almost down to the base of the cells.

In sections, one can, under favorable circumstances, see a special aggregation of nerve fibres, passing to each retinophora, and ascending along the outer surface, between it and the inner pigment cells, until, towards the outer ends of the latter, they disappear. It is therefore only on macerated specimens, that I have been able to follow the nerve fibres over the surface of the rods, where they terminate as already described.

The retinophorae are, moreover, supplied with a second form of nerve fibres, which I believe to be characteristic of these structures, and

not to be found in the other elements of the retina, namely, a central nerve fibre, or bundle of nerve fibres, which extends, through the axis of the retinophora, into the rod. Now, if we suppose that each cell was supplied with a number of external nerve fibres, like those described for the pigmented ones, and that a special cluster of such fibres was formed between the juxtaposed walls of two retinophorae, it is evident that, with the fusion of the two cells, and the disappearance of the apposed walls, the bunch of nerve fibres will come to lie in the centre of the retinophorae; and since, according to our suppositions, the nerve fibres extend to the summit of the cell, — as we have always found to be the case, — they will therefore penetrate the centre of the rod. It is difficult to follow the nerves through the retinophorae, on account of the mass of refractive globules, but here, as in other similar cases, it is only necessary to find favorable examples, where one may distinguish a bundle of at least two or three nerve fibres extending upwards from the base of the cell, beyond the refractive granules; near the nuclei, they become varicose and irregularly distributed. I have not succeeded in tracing them directly into the rods, although I do not doubt that they terminate there. The inner ends of the retinophorae are always pointed, lacking the root-like fibres of the pigment cells; their transformation into the issuing nerve fibres is so gradual, that it is impossible to say where the one begins and the other ends. This nerve fibre, which is really a nerve bundle composed of several smaller fibres, is larger than those seen connected with the pigment cells. In some cases, the varicosities of the axial nerve, at a short distance from the cell, become so large as to form one or two vesicular swellings, which I thought might contain nuclei, but I have never been able to determine this point with certainty. The very small size of the rods has rendered the observation of the ultimate nerve endings there a matter of extraordinary difficulty. That the outer fibres send their ultimate fibrillae into the substance of the rod is shown by the persistency with which they invariably adhere to its surface, while, on the other hand, they are always torn away from the surface of the retinophorae. If we accept the supposition that the retinophora is formed by the fusion of two cells, — which, in fact, can hardly be called a supposition, since we have incontestible proof of it in the double nature of the rod, and the presence of two nuclei, — then the central bundle of nerve fibres belongs to the same category as the external ones, and we may presume that they, like the outer nerve fibres, also extend to the outer ends of the rods, that is, they form a system of axial nerve fibres in the centre of the rod, just as is the case in the rods

of *Pecten*. Moreover, analogy with *Pecten* and *Haliotis* will allow us to suppose a similar system of horizontal fibrillae uniting the inner and outer system of nerve fibres.

Having obtained a more complete knowledge of those complex elements, or ommatidia, of which the most specialized eyes of *Arca* are formed, we are now in a better condition to understand the structure of the second form, and the origin of both types from the aggregation of elements found scattered in the pigmented portions of the mantle.

The Invaginate Eyes.

The general characters and distribution of the invaginate eyes have already been alluded to, and it now remains for us to give a more accurate description of them.

When seen from above, in living specimens, they appear as very dark brown or black spots. They may be sharply defined, oval, or round, or they may be surrounded by a circle of lighter pigment cells, which gradually pass into the surrounding, colorless epithelium. In the midst of each pigment spot, one always sees from three to six or more brilliantly refractive and colorless points, all the more striking from being situated in the midst of the dark pigment. The intense black color of the pigment is often reduced by the invagination of the eyes below the surface, the more or less transparent lips of the cup thus formed folding over, and partly hiding, the sunken eye. The deeper the cups, the greater is the tendency for their lips to approach each other, forming a long, slit-like opening (Pl. 30, fig. 47). Whether this iris-like fold is capable of regulating the amount of light by contraction or expansion, I am unable to say. I have not observed any movement, which would indicate such a function. Will has described an iris-like, contractile opening in *Pectunculus*, which has faceted eyes similar to these of *Arca*, but no invaginate ones. It is possible that he had in mind the invaginate eyes of *Arca*, when describing those of *Pectunculus*. Sections of the invaginated eyes show that they are simple, thickened portions of the hypodermis, sunken below the surface, sometimes forming wide-mouthed and shallow depressions, or deep funnel-like pits; in the latter case, the axis of depression is not perpendicular to the surface, but at an angle of about 50° or 60° with it, the deepest part being directed toward the shell (fig. 42).

The retineum is composed of broad, square-ended cells filled with dark brown, or black pigment, and a smaller number of colorless

ones. The latter contain a highly refractive, granular substance, and are usually conical, or wedge-shaped, the smaller end being directed outwards, while the widened base is turned in the opposite direction and contains a large nucleus. The latter is distinguished from the nuclei of the surrounding pigment cells, in the same way that those of the retinophorae in *Haliotis*, or in the faceted eyes of *Arca*, are distinguished from the nuclei of the retinulae, i. e. by the clearness with which they stain, and the presence of a nucleolus. The nuclei of the retinulae are filled with a quantity of chromatine, which, although staining deeply, produces a dull and heavy effect when contrasted with the brilliantly and sharply stained nuclei of the retinophorae. This difference alone would enable us to distinguish the two kinds of cells. I have sought for traces of a second nucleus in the retinophorae, but in vain; this is probably due to their small size, and the difficulty of macerating them properly. On account of the paucity of these cells, they may be easily overlooked, or confounded with colorless ones of the surrounding epithelium. These difficulties, coupled with the fact that under the most favorable circumstances the aborted nucleus is very hard to observe, render it more than probable that such a nucleus has been overlooked, rather than that it is not present at all. The number of these cells is comparatively small; I have never seen, in sections of one eye, more than three. Looking into the eye from above, on surface preparations, six or seven colorless cells are seen as bright, refractive spots, while it is probable that there are two or three more, that could not be seen, on the sides of the pit; therefore a typical invaginated eye would consist of from seven to ten ommatidia.

The remainder of the retinal layer is composed of large, cylindrical cells filled with dark brown, or in some cases nearly black pigment. Only their bases are colorless, so that one can see the lower portion of the deeply stained nuclei, the outer parts being closely enveloped in pigment (Pl. 30, fig. 49).

The nuclei of both pigmented and colorless cells are so deeply situated that they seem, in some cases, to rest upon the basal membrane, which is hardly more developed here than below the ordinary epithelium (fig. 42).

Below, and parallel to the basal membrane, is a number of connective tissue fibres, besides many large gland cells with refractive and granular contents, and excentrically placed nuclei.

The cuticula — bearing in mind that it is by no means certain that all the structures with this name are homologous, or chemically identical — is well developed over all the pigmented cells, while it becomes

especially thickened over the sunken, retinal layer of the invaginated eyes. The thick cuticula over the pigmented areas is formed of two layers; a thin, external one, dense and refractive, and a thicker, less refractive, inner one, which has not so completely lost its vital properties. In, and below the latter layer is found the network of nerve fibrillae constituting the retia terminalia. It is this layer which is so greatly developed over the retinal cells of the invaginated eyes, while the outer and thinner one remains unchanged. Over the invaginated eyes. the retinal cuticula is composed almost entirely of innumerable and distinct nerve fibres, which may often be traced below the cuticula, between the retinal cells (Pl. 30, fig. 42). At the basal ends of the cells, there are often considerable spaces in which may be seen continuations of the same fibres, which pass through the basal membrane into the underlying tissues as isolated branches, not united to form a special optic nerve. When the nerve fibres have once passed beyond the basal membrane, it is difficult to distinguish them from those of the connective tissue.

These eyes are so difficult to macerate that I have not obtained many data in that way, but still enough to convince me that the same arrangement of nerves is found here, as in *Haliotis*, which will be described in greater detail further on. For example, when I was fortunate enough to isolate some of the retinal cells uninjured, almost without exception, two or three nerve fibres were seen attached to their sides, with the free ends projecting some distance beyond either end of the cells. This shows that, when the latter were in position, the nerves extended into the cuticular layer, which is merely an exaggerated form of the ordinary cuticula containing the nervous retia terminalia found everywhere above the pigmented hypodermis. The ordinary cuticula represents the sum of the products of the individual cells, and, in most cases, the outline of each cell is distinctly visible upon it. This goes so far that it is often possible to separate the cuticula into its component elements; but especially is this the case on the modified, retinal portion of the hypodermis, where the product of each cell has attained a high stage of individuality, giving rise to the rods.

The invaginated eyes, therefore, are composed of the same elements as the faceted, that is, a central colorless cell, probably containing an axial nerve fibre and two nuclei, together with a cuticular rod supporting a specialized part of the retia terminalia (a retinidium);

around each of these central cells, or retinophorae, is arranged a number of pigmented ones, — in this case more than a single circle, — which also support nerve-bearing, cuticular rods (Pl. 30, fig. 49).

Such circles of cells, or ommatidia, form groups varying greatly among themselves, either in the number of ommatidia, or in the precision with which they are separated from the surrounding epithelium. A very common form of invaginate eye is that in which from two to four or more closely placed ommatidia form a central, dark area, surrounded by a zone of lighter colored pigment cells, in which are several, irregularly scattered ommatidia, decreasing in number towards the periphery of the band. In surface preparations, one may easily recognize these scattered ommatidia by the color of the retinulae surrounding the retinophorae. Although these isolated ommatidia are usually seen in greater abundance about the invaginated eyes, they are often found quite independent of them scattered irregularly over the ophthalmic fold, and even in the other portions of the mantle. The cuticula over these isolated retinulae, does not seem to be especially thickened.

Pseudo-lenticulate Eyes.

I have found an interesting transitional form of eye, which belongs neither to the invaginated nor faceted type, and which, for lack of a better name, I shall call the pseudo-lenticulate eye. In sections, for instance, through that portion of the mantle where the invaginated eyes are most abundant, I have found quite sharply defined groups of non-invaginated ommatidia, provided with a prominent lenticular thickening of the cuticula, containing vertical fibres undoubtedly of the same nature, i. e. nerve fibres, as those found in the cuticular layer of the invaginated eyes (Pl. 30, fig. 54).

A retinal cuticula seems to be formed by the pigmented cover cells, as well as by the retinophorae, and hence, in this respect, these eyes resemble more closely the invaginated ones. On the other hand, these intermediate forms, which greatly resemble the ocelli of the Coelenterata, offer some similarity to the faceted eyes, in that they tend to form a protuberant, convex surface, instead of a concave, invaginated one.

Just as the invaginated eyes, composed of a varying number of ommatidia closely or loosely arranged in groups, show all grades of invagination, so may one find a parallel series of changes in the pseudo-lenticulate eyes, together with all grades of convexity. In the faceted

eyes, the ommatidia, whether single or united in groups, show the same composition. It is rather remarkable that the ommatidia of each type of eye should retain so constantly their specific characters, even in cases where the two types which they produce are so little differentiated from each other. I believe that, in both cases, the ommatidia are different phases of the same structural elements, those of the faceted eyes being undoubtedly of a higher order than those of the invaginated ones, the latter being almost identical in structure with those isolated ommatidia, found irregularly distributed over the exposed portions of the mantle. The isolated, faceted ommatidia are only found — and then rarely — in the immediate vicinity of what appear to be degenerate evaginate eyes. It is more probable that the higher structure of the faceted ommatidia was attained, after they were united into distinct groups, than when in the isolated condition. If this is the case, we should expect to find in those imperfectly formed faceted eyes, the peripheral ommatidia in a less perfect stage of development, in proportion as they were more distant from the centre of the eye. But this is not the case, for I have often seen isolated ommatidia on the periphery, as highly developed as any ever found in the centre. For this reason, I consider such eyes as retrogressive, rather than progressive, and possibly analogous with those cases in *Pecten*, where fully formed eyes become functionless, by the complete pigmentation of the cornea.

It is probable that during the phylogenetic development of the visual organs of *Arca*, those portions of the mantle, most exposed to light, developed pigmented cells, among which were numerous colorless (gland?) cells. By the fusion of two such pigmentless cells, and the accumulation around them of a definite number of pigmented ones, the isolated ommatidia were formed; they in turn united into special groups, where the ommatidia became modified in certain directions according to the form and position of the organs they composed. The number of the isolated ommatidia must have been, at first, very great, but probably diminished, as they accumulated to form more complex organs of greater functional activity; after the formation of these groups, the development of the ommatidia continued, until an enormous number of visual organs was formed, in a high stage of perfection, and of a functional activity disproportionate with the requirements of the animal; a tendency for certain of the eyes to degenerate would therefore arise. Such is at present the condition in *Arca* and *Pecten*. It is probable that in both cases, peculiar, favorable conditions were

present, which carried the development of these organs beyond the requirements of the animal. The development was so rapid, and the inertia — if we may use the expression — so great, that a state of inequilibrium was attained, now returning to a more stable condition by a reduction in the number of eyes. This furnishes us with a remarkable instance of reversed degeneration, in which the degradation begins, not with the loss of the most recently acquired characters, that is, the reduction of the ommatidia to a simpler condition — but by the isolation of the perfected ommatidia; therefore retracing that developmental step which was the first to give rise to the eyes.

The faceted eyes probably arise as modifications of the invaginated ones: during this process, the latter become shallower, and the nervous network reduced entirely to the rods of the retinophorae, while the retinulae, whose rods disappear, are used solely to protect the retinidia of the retinophorae from the lateral rays of light.

Pectunculus.

The thick mantle edge of *Pectunculus* contains an enormous number of gland cells, which secrete a quantity of thick slime, materially adding to the difficulty of studying the eyes of the living animal. Although the edge of the mantle is thus enlarged, the three folds, which are present here as in *Arca* and *Pecten*, are but slightly developed. The inner wall of the ophthalmic fold is much extended and constitutes the greater part of the pigmented portion of the mantle. It is studded with numerous oval, or round, madder brown, pigment spots, which, in many cases, are sharply defined areas of nearly black pigment that might easily be taken for eyes; in other instances, they are more irregular and lighter colored, without the sharp boundaries of the former. With the exception of these pigment spots, the hypodermis of the ophthalmic fold is nearly colorless, or of a faint, yellowish white tinge, intensified at the base of the velum to form a distinct band of brownish pigment, parallel with the edge of the mantle. The velum is reduced to a colorless, and inconspicuous ridge thrown into many irregular folds. At the base of the ridge, on the proximal side, is a distinct band of brown pigment, in the median portion of the mantle, broken up into wedge-shaped patches, each one consisting of radiating, pigmented lines. At the anterior end of the mantle, the pigment is darker and forms a continuous, but narrow band. The cuticula is slightly thickened over the

pigmented spots, and, in some cases, has a faint wavy outline, each curve corresponding to the outer end of a pigmented cell. The spots are provided with colorless sense cells, for on surface views one sees numerous refractive and colorless points of varying size; the light, which is often silvery white, appears to be reflected from the refractive granules within the cells. The refractive points are only (?) to be seen in the colored areas, where, surrounded by and contrasted with the dark pigment cells, they are especially striking. Towards the anterior edge of the mantle, the spots become smaller and, assuming a lineal arrangement at the summit of the ophthalmic fold, by a series of easy gradations, pass into the faceted eyes, the only kind present in *Pectunculus*. Being confined at the summit of the ophthalmic fold to a space about 7 or 8 mm long, they are necessarily less numerous than those of *Arca*. As in the last named genus, the number is greater on the right, than on the left fold of the mantle. For instance, in twelve specimens, the eyes varied in number from 17—25 on the left valve, and from 20—30 on the right; the average being about 25 and 22 on the right and left mantle respectively. The largest eyes are not situated in the middle of the row, as one might suppose, but at that end farthest away from the hinge. The same tendency to form pairs is seen here as in *Arca*. Usually two large eyes are followed by two small ones, then two large ones with a small one between; those of equal size being closest together. I have observed cases, however, in which as many as six or seven fully formed eyes had united to form one large group, whose origin was indicated by the number of component parts, which had not entirely lost their individuality.

The eyes of *Pectunculus* are easily discernible since they are not surrounded by such quantities of pigment as in *Arca*. There are other, but slight differences, which distinguish them from the eyes of the last named genus; the lens-like rods are larger and more protuberant; the cover cells of the outer row are thinner and less deeply pigmented; and the eyes seem to have arrived at a more stable condition, for there is a diminution in the number as well as variety of intermediate forms; the few remaining eyes, having reached the height of their development and being sufficient for the requirement of the animal, have been retained, while the less useful, intermediate forms have disappeared.

The eyes may be easily overlooked when the animal is irritated, for the mantle is then contracted in such a manner, that the pigmented outer edge is folded in against the shell, and only the inner side of the thickened mantle, quite devoid of pigment, is seen. But when undisturb-

ed, the shell is slightly open, and the mantle brought forward, exposing the eyes, as well as the pigmented portions, to the light.

Will (5) was the first who (in 1844) claimed to have found eyes in this genus; his description, incomplete as it was, is still better than any which has been published since that time; being short, and the original difficult to find, I will quote it in full. »Der Raum des Mantels von *Pectunculus pilosus* hat zwei dicht an einander liegende Falten, welche, wie bei anderen Bivalven, in der Nähe des Schlosses in eine zusammenlaufen. Am Vorderrande ist diese eine dunkelbraun gesäumt, was größtentheils von den darauf befindlichen, sitzenden Augen herrührt. Dieselben stehen theils einzeln, theils in Gruppen vereinigt, auf dunkelbraunen, orangenartigen, wiewohl nur wenig hervorragenden Erhöhungen. In den Gruppen, welche beiläufig $^1/_4$—$^1/_6$‴ im Durchmesser haben, liegen die Hornhäute so eng an einander, dass sie im Zusammenhange bleiben, wenn man sie von den unterliegenden Geweben losreißt. Die einzelnen Hornhäute sind jedoch rund. Man könnte diese Häufchen aggregirte Augen nennen, denn sie haben alle Merkmale derjenigen zusammengesetzten Augen, welche man mit diesem Namen bezeichnet. Die Anzahl der einzelnen Augen in einer solchen Gruppe beträgt 20 bis 30. Sie sind etwas kleiner als die einzeln stehenden, und die Durchmesser beider verhalten sich wie 5 : 7 oder wie 5 : 8. Die Pupille ist in allen Augen rund; die Chorioidea roth; Glaskörper und Linse sind selten deutlich zu sehen. Am unteren und hinteren Rande des Mantels scheinen die Gruppen häufiger, dagegen die einzelnen Augen seltener zu sein. Nicht zu verwechseln mit den augentragenden Erhabenheiten sind die zwischen ihnen liegenden Pigmentflecken. Abgesehen davon, dass letzteren die charakteristische Hornhaut fehlt, sind auch die in ihnen enthaltenen Pigmentzellen kaum die Hälfte so breit, als die Augen und laufen nach innen spitzig zu, so dass sie wie kleine Kegel aussehen, deren Basis und Spitze eine helle pigmentlose Stelle haben.«

It is not difficult to harmonize this description with what may be observed by an examination of the mantle edge of *Pectunculus pilosus*. The eyes, that he refers to as being found singly and united in groups, are in the latter case undoubtedly the faceted eyes, while in the former they are probably either minute pigment spots or isolated ommatidia. In all other respects, the description, as far as it goes, is clear and accurate and shows plainly that, even at that early date, the resemblance of these eyes to the compound ones of Arthropods was fully recognized. Just as was the case with *Arca*, no one deemed it worth while to give a more accurate description of them. Siebold (7)

simply reiterates the statements of Will, as do also Schmidt (17) and Gegenbaur (14). Carrière's (19) recent description, accompanied by a drawing, is of little importance, since it contains nothing new but what is wrong, and nothing right that was not already known. The description given of the finer anatomy of the faceted eyes of *Arca* will, with the exception of the slight differences already mentioned, apply equally well to *Pectunculus*.

Pecten.

Historical.

It is not to be expected that the remarkable organs, which we shall here consider, so prominent and so brilliantly colored, could have long escaped the attention of the older Naturalists.

Nearly a century has elapsed since they were first described by Poli (1), in 1795, who noticed their arrangement in pairs (a fact overlooked by subsequent writers) and their position at the ends of short tentacles; he thus unwittingly introduced the theory that they were modified tentacles, an opinion held by some even to the present day. He could hardly have failed to recognize the resemblance of these organs to the human eye, as in fact he did, and applied corresponding names to what he considered to be corresponding parts. This had its effect upon succeeding writers, — to whom the terms homology and analogy were unknown, — who, upon the discovery of new parts, saw in them the structures known to occur in the human eye. To them there was but one visual organ, that of the Vertebrates, and, having once recognized in the eye of *Pecten* a superficial resemblance to that of the Vertebrates, they believed that there must be a corresponding agreement in all the remaining parts. This led to results which, as far as *Pecten* is concerned, are less striking, since there is indeed a remarkable agreement in more ways than one; but in less complicated visual organs, such as described by Will for other Lamellibranchiata, where the so-called eyes in reality consist of hardly more than pigment spots, one is surprised to learn that in these simple organs they were able to recognize a lens, vitreous body, choroid, iris etc., all of which are terms borrowed from human anatomy.

Although it appears that the existence of these minute eyes was not forgotten, further mention of them was not made until 1837, when Robert Garner (2) described the »Brilliant emerald-like ocelli, which

from their structure, having each a minute nerve, a pupil, a pigmentum, a striated body, and a lens, and from their situation at the edge of the mantle, where alone such organs could be useful, and also placed as in Gasteropods with the tentacles, must be organs of vision«. To his concise description[1], where by the »pigmentum« is meant the red pigment layer, and by the »striated body«, the retina, not very much was added until HENSEN (12) published his paper of which we shall speak later.

KROHN (3) and GRUBE (4) published, almost simultaneously, an account of visual organs in the Lamellibranchiata, in which the optic nerve and argentea were described with tolerable accuracy. To the former is due the credit of having first seen the septum, a name which he himself introduced.

We are indebted to the vivid imagination of WILL for the greatest number of accurate observations, as well as for many mistakes, concerning the visual organs of Lamellibranchiata. In some cases, he has very accurately described the external characteristics of the eyes of *Arca, Pectunculus* and *Cardium*; in others, he has scattered, with lavish hand, high sounding names to organs, which, if they once existed, now seem to have disappeared. To him, however, is due the credit of having first accurately described the cellular structure of the lens of *Pecten*. The observations of WILL appear to have been accepted without comment by SIEBOLD, LEYDIG, BRONN, and even by still later writers.

KEFERSTEIN (11) recognized in the so-called viteous body, the fibrous structure of which had been known since GARNER, the real retina, the rods of which he believed to be turned inwards, as in Vertebrates.

The classical researches of HENSEN carried our knowledge, at one bound, to the position which it occupies to-day. He has described with the greatest detail the structure of the component parts of the eye, — especially the retina, where his acute vision enabled him to distinguish the central nerve fibre of the retinophorae, an observation which his successors were not always able to repeat. The general course of the other nerve fibres, especially those proceeding from the ganglionic branch, he was likewise able to follow with wonderful accuracy, when we consider his means and methods of study.

---

[1] The reference of GARNER to the eyes of *Ostrea*, in which we are led to assume that they are similar to the eyes of *Pecten* and *Spondylus*, is probably due to the fact that he had in mind another species of *Pecten*. POLI speaks of *Pecten* as *Ostrea*.

Hickson (15 and 16) and Carrière (19) have only been able to add to the excellent work of Hensen a few corrections of minor importance, concerning the structure of the lens, cornea etc.

Sharp (18), without making any contribution to our knowledge on the subject, has come to the conclusion that the external pigmented ring of the eye is really the sensitive part, while the eye itself, he considers to have another function than that of vision.

It is interesting to follow the fluctuations in Zoological opinion, caused by the accession of new knowledge concerning these organs. At first, the superficial resemblance between these structures and the human eye was so great that an equivalent functional power was likewise tacitly ascribed to them. With increased knowledge, the structural similarity was seen to disappear, and less importance was then attached to their functional powers, until, finally, the careful researches of Hensen showed a remarkable discrepancy between their highly complicated structure, and their apparent lack of visual power. This difference is heightened by the great number of eyes present, which appear to far exceed the simple requirements of such an animal.

Thus many were led to believe that the organs in question were not eyes at all, but luminous organs, or they were placed in the category of structures, the functions of which were unknown.

General structure.

After comparing the complex organs just described with the simpler eyes of *Arca*, and the infinitely less complicated ones of *Avicula*, we are led to expect a corresponding difference in their functional powers. How far this expectation is realized will be seen from what follows.

If we study the structure of the eyes of *Pecten*, we shall find that the parts really have the function that their names and composition indicate.

We see a constant purpose in view; the concentration of the rays of light, and formation of inverted images of external objects upon a sensitive nervous layer, the arrangement of whose elements shows a definite relation to the direction of the rays of light.

First, let us consider the cornea and the colorless opening, or pupil, surrounded by the pigmented iris. The curvature of the former

(which in *Pecten Jacobaeus* and *Pecten opercularis* projects but little above the level of the iris), and the size of the pupil, may be regulated, according to the conditions to be fulfilled, by means of contractile fibres. By the simultaneous contraction of the ciliaris (Pl. 29, figs. 18 and 19 *s. b.*) and the superficial circular and radiating fibres of the lens, the edges of the cornea and iris will be drawn inwards, and the convexity of the former and of the outer surface of the lens increased, while the opening of the pupil may be diminished to almost half its previous diameter. In the living condition, all stages of contraction may be observed. Strong irritants cause contraction, and an increased convexity of the cornea. If the mantle is treated with weak chromic acid, the muscles relax, the cornea becomes nearly flat, and the pupil widely extended. Contraction of the longitudinal muscles, extending along the inner wall of the iris and attached to the suspensory ligament (Pl. 29, fig. 19 *s. b.*), would cause a flattening of the outer surface of the lens, accompanied by a bodily movement of the latter toward the retina. We now see the object of the peculiar layer of vertical nerve fibres; for without this, any movement of the lens, attached to the septal membrane, would necessitate a disturbance of, or injury to the retinal cells. But with the present arrangement the lens, accompanied by the septal membrane, may be elevated or depressed, without contact with the retina, simply by the flexion of the nerves of the fibrous layer. The latter was considered by Hensen to be artificially formed by shrinkage, and the consequent drawing out of the nerve fibres from the septal membrane. Carrière has described it as forming a layer of small columnar cells. That both of these statements are incorrect, and that the condition represented in figs. 10 and 19 is a natural one, may be seen by examining this layer, in the living condition, through the choroid fissure. It is very probable that the inward movement of the lens is accomplished by the contraction of the ciliaris and the muscles attached to the suspensory ligament. This movement is facilitated by the contraction of the circular fibres on the periphery of the septal membrane, so that the thick, structureless, central portion, upon which the lens rests, will fall by its own weight, or by the pressure of the lens. But how is the elevation of the latter accomplished? It might be done by the contraction of the relaxed, septal membrane; but that is only provided with circular fibres, which could not produce any such effect. Neither could the lens be raised by the contraction of any of its own muscles, or of any attached to it. It is produced by the tendency of the elastic septal membrane to

return to its natural position, after the contraction of its peripheral, circular fibres has relaxed the tension upon the central portion. There is good evidence of the elasticity of this membrane, for in certain reagents, as chromic acid, the muscles being gradually deprived of their power, the tension of the septal membrane acting upon the lens presses it almost flat, and two great folds are produced in the periphery of the retina. But, by isolating the lens and subsequently hardening it in chromic acid, its original shape is perfectly preserved. Muscular contractions which, caused by the irritation of reagents, produce such a great difference in the shape of the lens, must be able, in the living condition, to produce the extremely slight changes necessary for focal adjustment! This process may be produced then in two ways; by an increased convexity, causing a shorter focal distance, and by the bodily movement of the lens itself. But it will be asked, is this body really a lens? Does it actually form an image, or concentrate the rays of light at a certain point, and does this point fall within the retinal layer which, morphologically, we must consider to be the essential and percipient one?

These questions are pertinent, and the answer to them will show whether the body in question is really entitled to be called a lens, and whether the function of these eyes of *Pecten* is as perfect as their complicated structure indicates.

The following experiments will prove that all the above questions may be answered in the affirmative. The body in question is a true, optic lens, it forms a perfect inverted image falling upon what must, morphologically, be considered as the percipient elements, namely, the rods with their contained retinidia. In order to see the images formed by the lens, and determine their position, one of the large eyes, containing little pigment, must be selected from the anterior or posterior edge of the mantle; one may then easily look into the interior of the eye, when it has been carefully removed from the shell. The eye must then be fixed with the optic axis nearly vertical, but with a slight inclination toward the window whence the light comes.

The images of white objects are most easily visible. I have, therefore, dipped a fine needle in white paint, leaving a small globule at the point. If the needle is now inserted between the eye and the objective, a perfect inverted image will be seen in the depths of the eye; the globule at the end of the needle serves to orient the image. That the image of a much larger and distant object will be formed with exactly the same precision may be proved by holding the

fingers of the hand at the level of the ocular, when an upright image of the fingers, or a part of the hand, will be seen with perfect distinctness, below the inner surface of the lens. An upright image is seen in the latter case, because the inverted image, formed by the lens, is rectified by the microscope. In the former experiment, both the needle and its inverted image are reversed by the microscope, so that the relation between the two is retained. Any other object, when held in the right position, may be seen with equal distinctness. For instance, if one of the numerous tentacles, supplied with sense hair papillae, be placed over the pupil, its inverted image, with all the details of structure, will be seen below the surface. One may also paint several white lines on the base of the objective, the images of which will easily be seen in the eye. That these images are not formed by reflection from the cornea, or surfaces of the lens, is proved: first, by the fact that the images are inverted and are formed below the lens; and, secondly, by comparing them with the reflected images formed by the surface of the lens, or cornea. For instance, by focusing upon the latter, or inner surface of the lens, an inverted image of the moving tree tops in front of the window, or the base of the latter will be seen. When seen with the microscope, these images are inverted, and therefore are formed by the cornea and surface of the lens, as upright and reflected images. Only a part of the image, that formed in the centre of the eye, is perfect; the image of a large object, as the hand or fingers, about twelve inches from the eye, will be enlarged and curved at the periphery. Only the end of the horizontally held finger will be perfectly reproduced, while the basal part appears enlarged and bent; but a tentacle, just above and extending entirely across the pupil, will be quite perfectly reproduced as a concave image. In trying this simple experiment, the utmost care is necessary to have a perfectly fresh and uninjured eye, as the slightest pressure appears to be sufficient to prevent the formation of any but reflex images. But where is the image formed? This may be easily determined by following successively the layers of the eye as far as the tapetum. First, are seen the minute hexagonal ends of the corneal cells, then the radiating and circular fibres of the pseudo-cornea and outer surface of the lens, followed by the large, irregularly shaped cells of the latter; then the outer layer of ganglionic cells above the perfectly regular but faint outline of the rods (which may be recognized by their resemblance to the figures seen by viewing the prepared isolated retina from above or below), — and lastly, the tapetum itself, from which issues the red light from the

pigment below. Just before reaching the tapetum, the image of any object in front of the pupil will be seen with the greatest distinctness, diminishing in definition according as the objective of the microscope is raised or lowered. But the rods also lie just above the tapetum, so that upon them the image must be formed. A remarkable phenomenon may be observed, by focusing between the argentea and the place where the image formed by the lens is seen with the greatest distinctness, for there one sees a double image, less distinct towards the argentea, but increasing in sharpness towards the focal point of the eye, where the two images ultimately fuse to form a single one. The only explanation I have to offer for the origin of this second image, is that it is a reflected one of the first, formed by the curved surface of the argentea. A plain mirror would never reflect an image formed by a lens, since the rays of light would be dispersed; neither would the image be reproduced by a concave mirror, unless the curvature was such that the divergent rays coming from the lens impinged upon the reflecting surface, at right angles to the tangent at that point. In that case each reflected ray would coincide with the incident one, and a reflected repetition of the lenticular image would be reproduced, both being formed at the same point. The exact relation between the focal distance of a lens like that of *Pecten*, and the radius of the concave mirror which would again unite the rays, has not been determined (Pl. 32, fig. 149).

Anatomy of the Eyes.

The mantle of *Pecten* would serve very well as a type, since it possesses all the structures found in any Lamellibranchiata, with the exception of the various forms of faceted eyes so characteristic of *Arca*. The shell fold is separated from the ophthalmic, by a very deep furrow, the bottom of which is occupied by a continuous, double ridge of thickened cells which secrete the cuticular covering of the shell. The outer of these ridges, both of which extend the whole length of the mantle, is large and heart-shaped, while the other is high and narrow (Pl. 28, *c. g.*).

The ophthalmic fold projects considerably above the edge of the mantle, and is deeply forked at its free end. From the inner wall of its base, arise the innumerable tentacles, and, at certain intervals, the stalked eyes, which it is our purpose to consider. The tentacles are usually situated between the eyes and the ophthalmic fold (Pl. 28, fig. 7), but occasionally the reverse may be the case.

The inner edge of the mantle is continued inwards to form the enormous velum, the free edge of which is beset with small tentacles; Pl. 28, fig. 2 represents a section through the mantle edge of a young *Pecten opercularis*. If one imagines all of these folds increased, and a greater development of the tentacles, a very good idea of the adult condition will be obtained. Only the ophthalmic fold is ciliated, the remaining portions are, however, studded with sense hair papillae.

The distribution of the eyes offers several interesting peculiarities that have not been sufficiently treated by previous writers. They are largest and most numerous at the anterior and posterior ends of the flat, left valve; at those points also, the pigment ring of the eye is lighter and less developed, while the eye stalks are short. The pigmented ring is larger and blacker, and the stalks longest, in the median part of the mantle, but, at the same time, the eyes are farther apart, and placed at pretty regular intervals. One of the most remarkable things, is their arrangement in pairs, something in the following manner: two large ones are followed by two smaller ones, all at regular intervals; then follow two large ones, farther apart, with a single one between, and so on; although the sequence may not always be the same, still the paired arrangement is never disguised. I thought, at first, to recognize a definite law in the succession of large and smaller ones, but was finally compelled to admit that the number of eyes not only varied considerably, but that the sequence of the groups was not at all constant. We will show, in speaking of the development, that, although the number and size of the eyes may differ in individuals of the same age, no formation of new eyes takes place, after the attainment of more than a couple of centimetres in size.

Another fact worthy of consideration is that, on the posterior edge of the mantle, and therefore near the rectal opening, there is a special group of six or seven large eyes closely placed, and all nearly equal in size to the largest eyes in the group near the mouth opening; some of the eyes in the latter group are distinguished by being much smaller than the others. Although it is difficult to define exactly the difference between the two groups, — since they often vary considerably, — still they may be always recognized by the characteristics given above.

The eyes of the right mantle are much smaller, and almost uniform in size; they are situated at the summit of long stalks arranged at nearly regular intervals.

In no species of *Pecten* is the difference between the curvature of the right and left valves so strongly marked, as in *Pecten Jacobaeus*,

and in no species is to be found an equally strong, corresponding difference in the size and arrangement of the eyes. I have made a great many experiments with *Pecten Jacobaeus*, and have found that, when turned upon the flat side, after a few hours they invariably succeeded in turning over. Among the large number constantly kept in the Aquarium at Naples, I have never seen one resting on the flat valve. In other species of *Pecten*, where there is no difference in the curvature, still there is a tendency to rest upon the right valve; and then, also, one finds a corresponding difference in the development of the eyes, those on the right valve being, if not always smaller, at least less numerous. In *Arca barbata* as well as *Arca Noae*, an exactly similar condition is to be found.

In attempting to account for this difference between the two sides of the mantle, the first thought suggested is that the animal has become accustomed to lie upon one side, so that one part is more exposed to the light than the other; therefore the eyes would attain their greatest development at that point. It is true that, when such a difference was once started, the advantage given to one side of the mantle would lead to a still further differentiation of the two parts. But why is it that animals, which are capable of resting upon either one side or the other, and between which there is no apparent difference in size or curvature, have more and better developed eyes upon the left, than upon the right fold of the mantle? Why is it, for instance, that in *Arca Noae*, or *Arca barbata*, the left half of the mantle is more richly supplied with eyes, than the right, although the right, left, or ventral side may be turned downwards? In *Pecten opercularis*, *P. varius*, and others, there is a well marked difference between the mantle edges, but in a great many cases it is difficult to observe any diversity in the color and curvature of the two shell valves. It is probable that there is a tendency for these species to rest more upon one side than the other, but this cannot be so constantly the case as in *Pecten Jacobaeus*, otherwise, there would be a greater, and more constant difference between the valves of the shell. There are, therefore, two factors which must influence the development of the eyes at certain points: the first is an unknown one, by whose agency a greater development of the pigment and visual organs upon the left side is produced; it is also possible that the same factor might cause a tendency to rest upon the right side; the second moment, which could only come into play after the action of the first, is the advantage gained by having one side nearer the light, and more removed from the sediment of the bottom. The best example of this

effect is seen in *Pecten Jacobaeus*, which always rests upon one side, and where a maximum difference between the curvature of the shell valves is accompanied by a maximum difference in the development of the visual organs of the two mantle folds. But I must confess that the apparently doubtful advantage, gained by the eyes of the upper valve, does not seem sufficient to account for the great ascendency they have gained over those of the other side; for, unless the upper mantle edge, or the stalks of the eye, are sufficiently developed to carry the latter beyond the edge of the shell, the lower mantle would receive the more direct rays of light from above. But the eyes of the lower mantle have as long, if not longer, stalks than the upper ones, and project as much beyond the edge of the shell; so we seem to be left just where we started from; that is, without a sufficient reason for the greater development of the eyes upon one side than upon the other.

One finds in those species in which the eyes are especially numerous, — *Pecten varius*, and *P. opercularis*, — a number of eyes, the pupils of which are entirely covered with pigment. I have taken especial pains to examine these organs, which could no longer function as eyes, and have found that the retina, with its rods and nerve fibres, is as perfectly developed, as in the most perfect eyes!

In *Pecten Jacobaeus*, the left side of each eye stalk in the right valve, as well as in the left, is the longer and therefore, when the animal is in its natural position, the pupil is directed upwards.

The stalk of the eye has been described as colorless (except by Hensen, who says that the stalk, as well as the eye itself, is covered with a pigmented epithelium); but this is not so, for, on the upper side of the eyes on the left valve, is a longitudinal band of pigment exactly similar to the one over the corresponding side of the tentacles. In the lower mantle fold, the bands are, morphologically speaking, on the opposite side, or on that part away from the shell. In both cases, when the animal is in its natural position, the pigmented bands are on the upper side of the eye stalks, and therefore towards the light.

The pigmented ring, around the apex of the eye, offers certain peculiarities which have heretofore escaped notice, or perhaps were not thought worthy of consideration. For instance, in the eyes on the median part of the mantle, the cells on the upper side of the iris are completely filled with a nearly black pigment, most deeply colored at the inner ends of the cells (Pl. 29, fig. 19). When seen »in toto«, this portion forms a specially dark area, continuous with the pigmented band on the same side of the eye stalk. In these median portions of the mantle, the

under side of the iris has little, or no pigment, and then the red tapetum may easily be seen through the transparent epidermis, giving to the eyes a characteristic red color. In all cases, the cells on that side of the iris toward the light are darker, and completely filled with pigment; on the opposite side, only the inner ends of the cells are colored.

In the young eyes of *Pecten Jacobaeus* and *P. opercularis*, the pigmented ring, or iris, is broader on the branchial, than on the shell side. In the development, the pigment first appears on the branchial side and grows around the eye. But it often happens that the closure of the ring is not completed even in the fully formed eyes. The incomplete closure gives rise to a narrow, colorless fissure, the choroid fissure, appearing like a triangular extension of the cornea toward the shell side of the iris. By selecting those eyes with a large choroid fissure, one may look through it into the eye, and study the shape of the lens and the general features of the retina.

Since the general structure of the eye has long been so well known, it will not be necessary to give an introductory description, before discussing, in detail, the structure of the various parts.

The beautiful silvery, emerald, violet and purple reflections, caused by the combined effect of the tapetum, argentea and lens, early excited the admiration of Zoologists, and, among all the remarkable objects which the prying eyes of the older, or more recent Naturalists have managed to discover, few are more beautiful, or worthy of admiration than these. When one looks into the pupil, at an angle of about 30^0 to the optic axis, the emerald and violet reflections are predominant; if, on the other hand, one looks at an angle of 90^0, or directly into the eye, the former color disappears, and only the brilliant sparkle of the refractive lens, or the white light of the argentea, is seen.

The tapetum, as is well known, is somewhat concave, and furnishes a perfect mirror for incident rays. But if the microscope, with which one looks directly into the eye, is focused upon the argentea, the red light from the underlying tapetum may be distinctly seen, thus indicating that, although light may enter the eye from below, very little may pass the argentea from above. When the lens is removed, the silvery glance of the argentea is retained, but the violet and emerald colors have disappeared.

The whole external surface of the eye is covered with a continuous layer of columnar epithelium, lowest near the base of the stalk, whence it gradually increases in height as far as the iris, at whose edge it is

suddenly reduced in thickness and, losing its pigment, becomes transformed into the transparent cornea, the central part of which is the thickest.

The corneal cells (Pl. 29, fig. 31) are columnar, constricted in the middle, and slightly expanded at either end; the outer one is capped with a layer of cuticula, while the wall of the inner is thrown into a number of narrow folds, which fit into corresponding indentations of the neighboring cells. These folds extend nearly to the middle of the cell, and end about opposite the oval nucleus. An excellent method of studying these structures is either to remove the cornea as a whole by hardening and subsequent maceration, or to isolate the individual cells. In the former case (Pl. 29, fig. 37), when viewed from the inner side, the round serrated ends of the cells may be easily seen, while, by focusing more deeply, the nuclei, and finally the hexagonal or pentagonal outer ends of the cells, appear. In the latter case (by maceration), besides the inner folds of the cells, there will be seen, in the median constricted part, a number of irregular, horizontal teeth (Pl. 29, figs. 31 and 19). They are probably modified, longitudinal folds, which, at this point, are broken up into irregular, spine-like projections, interlocking with those of the adjacent cells. The inner ends of the longitudinal folds are continued inwards as fine fibres, crossing the pseudo-cornea, and uniting with the outer surface of the lens (Pl. 29, fig. 19). This interlocking of the corneal cells, which is also found — but in a less perfected form — in the hypodermis of the eye stalk, gives greater firmness and flexibility to the cornea, a condition necessary for the peculiar movements produced by the ciliary, and other contractile fibres, which we will describe more fully hereafter.

The cells of the iris only differ from those of the cornea, in their greater size, and in being completely filled with pigment. When isolated, they seem to possess the same plicated inner ends, as those of the cornea, except that the folds assume more the character of fibres continued into the subjacent connective tissue. The outer ends are capped with a rather thick cuticula. Hensen (12) seemed inclined to regard them as sense-cells, which had something to do with the optic function of the eye. Sharp (18) held a similar opinion, ascribing to them the power of distinguishing light from darkness, just as do the cells in the pigmented spots and grooves in the mantle and sipho of *Venus*, *Mactra* and *Solen*, while, to the complicated organ within, — the eye, — he would attribute another function than that of vision. Sharp's supposition arises from a mistaken notion of what the visual elements, in the pigmented areas

he has described, really are. It has not, in any case, been proved, that simple, pigmented cells are sufficiently sensitive to changes in the amount of light to cause muscular contractions (the only evidence that we at present possess to show that such a function is present); on the other hand, it is extremely probable, from my observations, that the irritability to light is only found, to a perceptible degree, in what I have called the isolated ommatidia.

The much deeper pigment of the iris on the side toward the light, and the absence of nerve fibres, or isolated ommatidia, indicate that the iris is merely a structure for the exclusion of lateral rays of light from the retina.

The cilia, which HENSEN believed to have seen on the outer ends of these cells, were probably ragged ends, caused by maceration or tearing away of the cuticula, or they belonged to ciliated cells from some other part of the mantle, since no cilia, or sense hairs are to be found on any part of the epithelium of the eye.

The stalk itself consists of loose, connective tissue, often containing enormous blood spaces. Besides the connective tissue forming the wall of the lacunae, there is an upper and lower group of long, striated, muscular cells, serving as erectors and depressors of the eye. They are continued from the stalk toward the anterior pole of the eye, into the connective tissue layer (Pl. 29, fig. 19 *c. t. c.*), where, the cross striae disappearing, they are replaced by numerous, fine, smooth fibres, interspersed with nuclei. The fibres decrease in size and distinctness, until, just beneath the cornea, they form an almost structureless and hyaline layer — the pseudo-cornea, — in which nuclei are seldom found. Beneath the iris, some of the fibres are seen to originate from the ends of pigment cells, while, at the edge, many fibres which, up to that point were distinctly visible, appear to terminate with an outward curve, as though attached to the epithelium at that point, forming what we shall call the ciliaris (Pl. 29, fig. 19 *c. l.*).

The lens which, as the development shows, consists of a modified group of mesodermic cells, continuous with those of the pseudo-cornea and connective tissue capsule, is round and biconvex, with the inner surface much more curved than the outer. It consists of large, irregular, granular cells with very distinct walls and excentric nuclei. The elongated cells in the middle of the lens are the largest, the long diameter being parallel with the optic axis. Toward the inner surface, they become flattened and strap-shaped to form cells, the nuclei of which seem, in many cases, to have entirely disappeared. On the anterior side, the

cells are smaller, but not flattened, while, where the two surfaces of the lens meet, they are so minute as to be distinguished only with great difficulty. By isolating the lens, this part is seen to project as a ragged membrane, composed of fibres continuous with those of the connective tissue capsule (Pl. 29, fig. 23 *c. l.*). This membrane will be called the suspensory ligament. The outer surface of the lens is covered with two sets of fibres, most conveniently observed in the isolated cornea, or on the surface of the lens, to either of which they may remain attached (Pl. 29, fig. 37). They form a layer of strong, circular fibres, concentrically arranged, and superimposed by a smaller number of radiating ones extending from the periphery of the lens to the centre, toward which they gradually diminish in size. In cross sections, the circular fibres of the lens appear as a row of dots, forming a sharp demarkation of the outer surface of the lens (Pl. 29, fig. 19 *c. f. l.*).

The inner surface of the lens is sparingly supplied with branching fibres, which in *Pecten opercularis* accumulate near the centre to form a fibrous mass containing an occasional nucleus, and connecting the lens with the septal membrane (Pl. 29, Fig. 23 *l. l.*). This internal ligament I have been unable to find in *Pecten Jacobaeus*, where, if present at all, it is much less developed; one may, however, observe on the surface, the branching fibres which, becoming more abundant towards the exterior, finally unite with the radiating, or circular, ones to form the suspensory-ligament.

The lens of *Pecten opercularis*, being smaller than that of *Pecten Jacobaeus*, is more favorable for observation, and here one may see, what probably exists in the latter genus likewise, a special accumulation of circular fibres to form two contractile rings, close together on the inner and outer surface of the lens (Pl. 29, fig. 23 a^1 and a^2). In *Pecten pusio*[1], the lens is relatively small, and the inner surface less convex on account of the enormous development of the cornea (Pl. 29, fig. 10). In *Pecten varius* the high, conical lens is firmly attached by a connective tissue ligament to the septum, and the pupil is proportionately small.

Recent authors have hardly been more successful than the earlier ones, in determining the true shape of the lens. Keferstein (11) believed it to be spherical, while Hensen (12), who in this respect is less accurate than usual, represents it as filling the entire space in front of the retina, and, although his own observations agree with those

[1] Fig. 23 represents more correctly the shape of the lens than fig. 19, where it is not quite deep enough.

of Krohn (3), who considered it biconvex, he cannot see sufficient reason to combat the definite description and drawings of Keferstein. The flattened appearance of the lens, drawn by Hensen, is caused, as he rightly supposed, by the chromic acid, since I have myself observed that an exactly similar shape is produced by treatment with this reagent. A similar result also appears to have misled Carrière (19), whose drawing represents exactly the effect certain reagents produce upon the shape of the lens. Hickson (15), who was surprised at the failure of his predecessors to determine such a simple point, has himself been equally unfortunate, for he considers the lens to be elliptical, a cross section being circular, or equally biconvex, according as it passes through the major, or minor axis. Sharp was led to believe, from the researches of Hensen and his own observations, that the lens filled the entire space between the retina and cornea.

The soft nature of the lens renders it almost impossible to isolate uninjured, before it is hardened; the majority of reagents destroy its original shape, by causing violent contractions of the muscular walls of the eye. Treatment in weak sulphuric acid for twenty-four hours will enable one to isolate the lens in its perfect and normal condition. By examining many specimens, some eyes will be found with large, choroid fissures, through which the real shape of the lens may be studied and compared with those treated in sulphuric acid.

Neither Hensen nor Hickson could find any membrane covering the lens, or any fibres connected with it, although the latter described a ligamentary support for it, ignorant of its having been already more correctly described by Krohn, as the septum, or septal membrane.

The lens is suspended in a large, blood sinus, which has been regarded as a »vitreous humor.« Carrière first saw the isolated cells in this space, and correctly interpreted them as blood corpuscles. I am at a loss to account for their presence there, since the retina seems to shut out all communication with the blood cavities of the eye stalk. They probably enter through the narrow spaces between the lateral branch of the optic nerve and the surrounding connective tissue. At times, a great many blood corpuscles are found in these spaces, while, again, they may be entirely absent. It is possible that they are forced into the cavity artificially by the violent and unnatural contractions of the connective tissue, caused by reagents.

The lens and the two corneas form the anterior, dioptric part of the eye. The posterior portion consists of a thick, concave disc, com-

pletely enclosed within a membranous sac, which we shall call the ommateal sac. The thick, anterior, concave wall, or septal membrane (Pl. 29, fig. 19 *s.*), serves at once to protect the ends of the retinal cells, and as an elastic cushion, upon which the lens rests. The inner wall is still thicker, and constitutes the tough, double-layered sclerotica (fig. 19 *sc.*). At the confluence of these two membranes, the wall of the sac is much thinner, and perforated by innumerable passages for the entrance of nerve fibres from the axial branch of the optic nerve. Within the ommateal sac, the cells constitute a closed vesicle, whose anterior and posterior walls are so closely approximated as to touch each other, thus obliterating the central cavity. The wall of the vesicle, for theoretical reasons to be hereafter enumerated, we shall consider as composed of a single layer of cells, although this simple arrangement is obscured by many changes, resulting in the division of both anterior and posterior walls into several secondary layers. The posterior wall of the ommateal vesicle, then, consists of four layers: an outer vitreous network; a double layered argentea, and the red tapetum. The anterior wall is likewise composed of four layers: an outer ganglionic layer; an inner ganglionic layer; the retinophorae, and the rods containing the retinidia.

We shall first consider the retinophorae, which constitute the largest and most important part of the retina. Their attenuated outer ends, which become insensibly transformed into single nerve fibres, are attached to the periphery of the retina, whence they are directed inwards towards the optic axis (fig. 19 *n. rf.*). The most superficial of these cells, after describing a long curve, bend suddenly at their expanded inner ends almost at right angles, and terminate in the centre of the retina. As the remaining cells end nearer the periphery, their expanded inner extremities become relatively larger, longer, and less sharply bent, until, finally, the shortest and peripheral cells describe a nearly perfect semicircle (Pl. 29, fig. 19). A saucer-shaped layer of cells is thus produced, whose edges are formed by the curved, fibrous ends of the retinophorae, the large, oval nuclei of which (containing a nucleolus) are crowded together at the periphery of the retina. Beyond the nuclei, the cells are continued as slender stalks which, before reaching the ommateal sac, through which they pass as a single nerve fibre, become expanded into a delicate, oblong vesicle, containing a second, faintly stained, and often invisible nucleus (Pl. 29, figs. 34. 35 and 36 *b.*). The expanded, inner extremities of the cells, filled with fine, granular protoplasm, and containing a very faint and minute

vacuole, only conspicuous by the constancy of its presence and position, terminate at the same level, and form a gently undulating line of division (the pseudo-membrane, or sieve-membrane of Carrière) between the cellular layer of the retina, and the underlying rods. The sharpness of this line is enhanced by the fact that the flanged walls of the inner ends of the cells unite with those of the neighboring ones. An exceedingly small space, or canal, surrounding the inner ends of the cells, is thus formed.

A delicate, structureless wall separates the retinophorae from their rods, thus tending still more to produce the impression that a membrane is present. Hensen and Carrière called attention to this effect, in order to warn against it. Hensen attributed it to the fusion of the walls of the neighboring cells, but failed, as did also Carrière, to see the dividing wall. By studying a series of cross sections at the niveau of the pseudo-membrane, some cells will be seen containing, instead of the granular protoplasm, a thin, homogeneous partition, — the terminal membrane, — the centre of which is perforated by the axial, nerve fibre (Pl. 29, fig. 26 *x*).

The large, abnormal folds figured by Hensen, Hickson and Carrière, especially the two former, are produced by the contraction of the elastic septum, which, in the living condition, is always in a state of tension.

Most of the retinophorae have the peculiar shape indicated in the figures, but a comparatively small number of modified forms, which have escaped previous observers, are mingled with them. They are retinophorae containing the axial nerve fibres and the two nuclei, but differing from the others in being reduced almost to a fibre (Pl. 29, fig. 36). They are not easily seen in sections, but may be found quite frequently among the macerated and detached cells of the retina.

Although I have found some very long ones, which must have terminated near the centre of the retina, they are most abundant near the periphery, where they become gradually transformed into the short, fibrous cells, without rods, which, for lack of a better name, I shall call the pseudo-retinophorae (Pl. 29, fig. 38 *ps. rf.*).

The rods of the retinophorae, which are at once the most interesting part of the eye, and that most difficult to understand, have long resisted all attempts to harden them in anything like a perfect condition. The only method which gives satisfactory results is treatment in hot chromic acid as described at the end of this paper.

My first studies upon the rods of Mollusca were made upon those

of *Pecten* prepared in this manner, and the facts thus obtained formed the basis of further observations in other genera of Mollusca, as well as Arthropods.

Although the rods of *Pecten* have been described by HENSEN, CARRIÈRE and HICKSON, they had a very inadequate notion of their structure, or even shape, owing to the lack of proper means of preparation. They are columnar-shaped bodies of a faint, yellowish-red color, largest near the optic axis and gradually diminishing in size toward the periphery of the retina. They consist of a hyaline, refractive cap, or sheath, surrounding a pyramidal, axial core filled with a watery, non-refractive fluid, and, a short distance from the inner ends of the rods, terminating in a rounded apex (Pl. 29, fig. 20).

Each retinophora contains an axial nerve fibre (*ax. f.*), which, entering the attenuated end of the cell, is continued through the first vesicle-like swelling (to whose wall it seems to cling), past the second nucleus, and on, through the centre of the cell, to the inner end of the rod, whence it issues, and, dividing into two main branches, becomes united by connecting loops with the axial fibres of neighboring cells (fig. 20 *l. ax. f*^{2}.). In order to study these highly interesting conditions, it is necessary to remove the rods »en masse«, and then study their inner ends. From the dark, oval area, representing the apex of the axial cone (Pl. 29, fig. 22) seen in optical section, arises a large nerve fibre, which issues from one side of the rounded inner ends of the rods, and divides into two principal branches, one of which unites with a branch from a neighboring rod to form a »nerve loop«, while the other, bending nearly double, passes between the rods, there giving rise to innumerable fibrillae which surround their outer walls. The ends of the rods are also supplied with minute nerve fibrillae arising from the loops, as well as from the other branches (Pl. 29, fig. 22).

Toward the inner ends of the retinophorae, the axial nerve fibre begins to give off radiating fibrillae, which, in the rods, are so numerous as to constitute the greater part of their substance. When perfectly preserved, which is seldom the case, they form an almost solid core of straight, radiating fibres, some of which, at the inner wall of the sheath, become continuous with circular fibres, while others are continued on, through the sheath, to the surface of the rod, there uniting with branches from the external nerves arising from the ganglionic layer or from the ganglionic branch of the optic nerve (Pl. 29, figs. 20 and 24). In some preparations, the core seems to be filled with fine granules, produced by the coagulation of the fibrillae. In others, the fibrillae are

seen to be strongly varicose, so that, with a lower magnifying power, the same granular effect is produced, while, with the strongest immersion lens, $^1/_{20}$ Leitz, the connection between the varicosities may be distinguished. In the most perfect examples, the fibrillae are in the majority of cases smooth. Another and better proof that the structures in question are real fibrillae, proceeding from the axial nerve, may be obtained in the following manner. By treatment, for 18 hours, in chromic acid, $^1/_4$ or $^1/_5\%$, a peculiar effect is produced, for, upon sections of such material, or by teasing in dilute chromic acid, it will appear as though the rods were destroyed, or at least so badly distorted and broken, as to lose all trace of their former shape. The fact is, however, that the rods have burst, the inner ends broken off, and the contents been forced out, or left hanging in various positions. The ragged sheaths of the rods are usually left attached to the ends of the retinophorae. It is the nervous cores of the rods which interest us most, and many of them may be found as oval, or egg-shaped masses, with one end drawn out into a coarse fibre, either perfectly free, or showing all stages of detachment from the rods; there can be, therefore, no doubt of their origin. On closer inspection, it will be seen that the fibrous prolongation, which is the detached, axial nerve, is continued into the centre of the mass, and there gives rise to lateral branches, which on the periphery become continuous with irregular, circular ones. The relation, which these three series of fibres bear to those of the axial core, is so evident as to be beyond question and furnishes a proof that the nervous structure, attributed to the rods, really exists and is not produced by the coagulation of the rod substance. In osmic acid, the rods are stained a deep blue, or black, not due to any fatty substance contained in them, as is shown by their determined resistance to all fat solvents, but to the innumerable nerve fibrillae, with which the entire rod is permeated. Hensen first saw the axial nerve fibre in the retinophorae, and was able to follow it a short distance into the cell. His remarks lead one to believe that it was a disagreeable duty to record his observations, on account of the difficulty of bringing them into agreement with his remarkable theory upon the connection between sense cells and nerve fibres! Carrière (19), also, saw what was probably the axial nerve, but did not consider it as such because, in focusing, it moved back and forth (p. 106)!

Finally, a word in regard to the nuclei of the retinophorae. No one was able to determine, among the confusion of nuclei, which of them belonged to the retinophorae. Hensen does not mention the subject in

the text, but, from his figure 95, Pl. XXI, one sees that he regarded the inner ganglionic cells as nuclei. CARRIÈRE, also mistook them for the nuclei of the retinophorae while, the real nuclei, he regarded as those of a circular ganglion, to which he attached considerable importance. The observations of HICKSON are so poor, that it is impossible to determine exactly what he did think.

Besides the retinophorae, two other groups of cells, the inner, and outer, ganglionic layers, are found, adding to the complication of this minute organ. The outer layer, which in its median, thickest part is two, three, or even four cells deep, and toward the periphery, gradually diminishes in thickness to a single cell layer, entirely fills the saucer-shaped cavity formed by the retinophorae.

Although the cells show all variations in size and shape, three types may be distinguished.

(1) The larger, outer ones, whose broad ends terminate in many fibres which penetrate the septal membrane and unite with the superior branch of the optic nerve. Their blunt inner ends, containing large, oval nuclei, are drawn out into several fibres, which, with many others from the deeper cells, extend, radiatingly, towards the inner ends of the retinophorae, after crossing which, at right angles, they are continued along the walls of the cells, to the rods (Pl. 32, fig. 140 gc^1.).

(2) The second kind are large, irregularly shaped cells, drawn out into several fibres, a single one, directed toward the lens, being the largest, and dividing, just before entering the fibrous layer, into several small branches, which are continued onwards to the ganglionic branch of the optic nerve. The outer arms of these cells may be as fine as any nerve fibre, or much thicker, resembling an elongated cell; in this case, it terminates abruptly at the beginning of the fibrous layer, where it breaks up into a number of fine fibres. The inner ends of the cells, which contain large and nearly round nuclei, are drawn out into several fibres, like those of the first type, extending towards the inner side of the retina (Pl. 29, fig. 33 *b*, and Pl. 32, fig. 140 gc^1.).

(3) The cells of the third form are small and provided with numerous nervous prolongations, one of which passes through the fibrous layer into the outer branch of the optic nerve, while others extend inwards towards the rods (Pl. 32, fig. 140 gc^1.). All these kinds of cells, which show no very definite arrangement except that the first generally constitute the outer row, are evidently modified forms of the same elements.

At the periphery of the retina, the outer ganglionic cells are re-

duced to a single layer, extending as far as the thin wall of the ommateal sac, where the fibres from the axial branch of the optic nerve enter the retina. These cells are drawn out into two long fibres, which, instead of penetrating the deeper parts of the retina, form an irregular layer of superficial, circular fibres. By isolating the entire retina and examining it from above, the large, oval nuclei will be seen and the prolongation of the spindle-shaped cells may be followed a short distance (Pl. 29, fig. 32 *d*). Toward the centre of the retina, the cells grow large and round, until transformed into those of the outer, ganglionic layer.

The inner ganglionic layer is composed of a single row of very small, flattened cells, which, when seen at all, were mistaken by previous writers for the nuclei of the retinophorae. This mistake is readily made, since the small cells, almost completely filled with a flattened and deeply stained nucleus, are squeezed flat between the walls of the retinophorae. The best method of studying them is by teasing macerated eyes; the minute cells in question will then be seen closely attached to the side of the retinophorae, — near the angle formed by their bent, inner ends, — by means of several (6 or 7) radiating arms, which, adhering closely to the wall of the cell, extend nearly parallel to each other, towards the rods (Pl. 29, fig. 38). On the outer side, one or two large fibres extend towards the lens and become continued into the ganglionic branch of the optic nerve (Pl. 32, fig. 140 gc^5). Thus the enlarged, inner ends of the retinophorae are surrounded by innumerable, longitudinal fibres, which extend beyond the cells to the inner ends of the rods, over the surface of which they form a network of fibres. One will often be struck with the difficulty of separating these ganglionic cells from the retinophorae, the reason being that the outgrowths of the cells are provided with innumerable, lateral branches completely surrounding the retinophorae with a network of closely united fibrillae, which probably penetrate the cell wall. When one has finally succeeded in isolating them, either by prolonged maceration, or by persistent tapping upon the cover glass, many of the fibrillae will be seen still attached to the fibrous prolongations of the cells (Pl. 29, fig. 36 *y*). There are, moreover, many nerves arising from the outer layer of ganglionic cells and continued directly onwards to the rods, while others, breaking up into numerous smaller fibres, terminate in the walls of the retinophorae. The nerves terminate in two ways. In the first method, which rarely occurs, a single fibre impinges directly upon the cell wall and there divides into several short fibrillae, connected at their distal extremities with a circular fibril enclosing the whole (Pl. 29, fig. 36 *x*). In the second method,

a nerve fibre, after following the cell wall for some distance, giving off at irregular intervals smaller, lateral branches, finally becomes so minute as to disappear. Many small nerve branches, instead of penetrating the pseudo-membrane, unite with each other to form a network of fibrillae, lodged in the circular spaces formed by the flanged walls of the retinophorae.

There are still other nerve fibres, surrounding the attenuated outer ends of the retinophorae, which could not have originated from either of these ganglionic layers. They probably arise from the angle of the ganglionic nerve (Pl. 29, fig. 19), and, entering the periphery of the retina, follow the general direction of the axial nerves to the inner ends of the retinophorae, where they are lost among the other nerve fibres from the ganglionic layers. It is well nigh impossible to follow a single fibre any distance from its source of origin, but we can say with certainty that most, if not all, of the large fibres from the inner ganglionic cells extend directly inward, over the surface of the rods, while others, from the same cells, extend in the opposite direction to the ganglionic nerve. The inwardly directed fibres may terminate on the wall of the retinophorae, or be continued beyond the pseudo-membrane to the surface of the rods. Their outwardly directed ends may vary from thick, cell prolongations, terminating in many fine fibres, to attenuated processes, themselves no larger than fibres, and which are then continued outward, without branching, to the ganglionic nerve.

There are still other kinds of nerves found in the retina, which, instead of originating from one of the layers of ganglionic cells, may arise from the ganglionic branch of the optic nerve, and proceed directly to the retinal layer, without the intervention of a ganglionic cell (Pl. 32, fig. 140).

The fibrous layer has been described by Carrière, as a thin layer of nucleated, columnar cells; Hensen believed it was produced by shrinkage and a consequent drawing out of the nerve fibres from the septum.

Many of the inner cells of the outer, ganglionic layer present a most interesting and instructive sequence of forms. Their inner ends are drawn out into several fibres, while the outer end shows all stages in the transformation of a thick cell body into one or two nerve fibres. One often finds parts of cells, not quite reduced to a nerve fibre, but giving off lateral branches, which unite with the neighboring cells (Pl. 29, fig. 33, Pl. 32, fig. 140 *gc.*[4]). I have also found minute, inner, ganglionic cells, to whose surface was attached a nerve fibre ending in a manner exactly similar to those upon the surface of the retinophorae (fig. 140 *x*). The ganglionic layers, therefore, contain cells in all stages of metamorphosis, from ordinary cells, to the

most highly modified ganglionic ones. Those nerve fibres, which arise directly from the ganglionic branch, may be considered as the inner ends of ganglionic cells, the nucleated bodies of which in the earlier stages have become entirely separated from the retina. The ganglionic layer then contains cells in all stages of ganglionic perfection, and showing all grades of union with themselves and with the real sense organs, — the retinophorae and their rods.

Having traced all these fibres to the rods, it remains to see how they terminate there. In cross or longitudinal sections, they are extraordinarily difficult to see, but, by isolating the rods hardened in hot chromic acid, the difficulties will be materially diminished. By the latter method then, one may see the surface of the rods covered with longitudinal fibres, from which arise innumerable, smaller branches encircling the rods with a meshwork of fibrillae (Pl. 29, fig. 20). The larger, longitudinal fibres, instead of growing gradually smaller toward the inner extremity of the rod, retain their original size, and, dividing into one or two branches, unite with each other by arched loops (Pl. 29, fig. 22). From these external loops may arise a few minute fibrillae, which extend over the inner end of the rod. All these fibres adhere so firmly to the surface, that it is extremely probable the ultimate fibres penetrate the rod and become continuous with the cross fibrillae of the axial nerve. The latter, as we have already said, after issuing from one side of the extremity of the rod, divides into two branches; one of which unites with the axial nerve of the neighboring cell, or, in some cases, passes over the end of one rod to unite with the nerve of the next; the other, bending completely double, passes between two adjacent rods, over the surface of which its branches are distributed.

A remarkable peculiarity will be observed by examining the inner surface of a group of detached rods; it will there be seen that the loops of the axial nerves are all turned in the same direction. It is not improbable that some relation exists between this fact, and the original arrangement of the two cells, by the fusion of which the retinophorae were formed. In the very best preparations, the most careful examination failed to discover any trace of a division in the rods, similar to that found in those of *Arca*.

On the periphery of the retina, the rods are absent, and the retinophorae reduced to slender fibres, the nuclei of which are difficult to distingnish from those of the inner, ganglionic layer. In fact, at this point, the retinophorae, and the inner ganglionic cells, together with many nerve fibres from the outer ganglionic layer, form an inextricable

mass of interlacing fibres, which are less intricate near the inner surface of the retina, where the prolongations of the first two sets of cells form a layer of parallel fibres, directed toward the inner surface of the eye.

At the periphery of the circular, rod-bearing area, the nuclei of the short retinophorae are situated near the pseudo-membrane in large vesicle-like swellings of the cell, whose narrow and rodless inner ends are surrounded by several large fibres from the inner, ganglionic cells (Pl. 29, fig. 38 *n. rf.*[2]). The latter, which elsewhere formed a single row above the rods, on the periphery of the retina become more numerous, and form, near the inner surface, several rows difficult to distinguish from the nuclei of the pseudo-retinophorae. It is worthy of notice that, on the periphery of the retina, there is much less specialization of the cells, the retinophorae being smaller, and the inner ganglionic cells larger, than in the middle of the eye.

There are certain points in the anatomy of the retina that may be studied to great advantage, by isolating it entire, and, after staining in picro-carmine, examining either from above or below (Pl. 29, fig. 32). In the former instance, one sees at the edge, first, the superficial, single layer of outer ganglionic cells (*d*); below them are the slender ends of the retinophorae, with the inner ring of their large, deeply stained nuclei, and the outer ring of vesicles containing the faintly stained ones (*c*); the nerve fibres continuous with the peripheral ends of the retinophorae are seen projecting in groups beyond the edge of the retina.

Beneath the retinophorae, is a small number of scattered nuclei contained in large spindle-shaped vesicles, filled with a mass of granular protoplasm in the centre of which is a clear space, containing an oval, sharply stained nucleus (*b*). These nuclei belong to those cells which form the transitional stages between the retinophorae and the pseudo-retinophorae. Whether the clear space surrounding the nucleus is produced by artificial shrinkage, I cannot say; it is, however, certain that the space is invariably present, and furnishes a means by which these cells may be easily recognized. Beneath the last layer, is a fourth, formed by numerous, small, sharply stained nuclei belonging to the inner ganglionic cells, and the pseudo-retinophorae. Toward the inner surface, to examine which it is better to turn the retina on the other side, these smaller nuclei begin to assume a circular arrangement, being placed with their flattened sides toward the centre of the retina (*a*). At the surface, the nuclei have disappeared, and we have, instead, a delicate membrane reaching from the edge of the retina to the beginning of the rods, and extending completely round the retina (Pl. 29, figs. 32 and

38 *c.m.*). In this manner a circular membrane — membrana circularis — is formed, composed of nearly concentric, circular fibres, often expanded into little knob-like swellings, which stain in haematoxylin, and have the appearance of nuclei. It is possible that they may be the aborted nuclei of those cells, by the fibrous transformation of which the circular membrane was formed; but the structures in question were so minute that it was impossible to arrive at any definite conclusion. The circular membrane seems to be divided into two, nearly equal zones, of which the inner is thicker and better defined, and terminates sharply at the edge of the disc-shaped layer of rods; the outer zone diminishes in completeness towards the periphery, where it gradually disappears.

The four layers just described, the outer and inner ganglionic layers, the retinophorae, and the rods, are all modifications of a single layer of cells forming the outer wall of the optic vesicle. Its inner wall is likewise composed of four layers; the vitreous network, the inner and outer argentea, and the tapetum. In each wall of the optic vesicle, three of the four layers are cellular, while one, formed by the rods in one instance and the vitreous network in the other, is non-cellular.

The vitreous network is extraordinarily difficult to preserve in its natural shape, and has, for that reason, been overlooked by previous authors. Carrière (p. 104) speaks of the rods as being immersed in a fatty substance (staining deeply in osmic acid), which extends between the rods as far as the sieve-membrane on the one side, and is limited by the tapetum (argentea) on the other. This fatty mass is formed by the fusion of the sheaths of the poorly preserved rods, while what he considered as the rods are simply the axial cores. The fatty mass of Carrière must not, therefore, be confounded with the vitreous network, which may be regarded as a very thin layer of hyaline substance, perforated by large holes into which the inner ends of the rods fit (Pl. 29, fig. 21). The holes, then, are as large, and have the same hexagonal or pentagonal shape, as the inner ends of the rods; they are separated from each other by narrow bars, provided at their points of union with short, vertical projections, which ascend a short distance between the inner ends of the rods. — The vitreous substance, therefore, forms a complete network, the meshes of which constitute a crown for the inner end of each rod, completely filling the narrow space left between their rounded edges and the argentea. On the periphery of the retina, where the rods are absent, the vitreous network is transformed into a thin plate filled with numerous and irregular holes (Pl. 29, fig. 21 *a*). The vitreous network, as is indicated by its development, is

a cuticular secretion of the outer layer of the argentea, and is homologous with the cuticular rods secreted by the retinophorae.

The argentea is formed by the modification of two cell layers into refractive, laminated membranes, the outer being the most highly differentiated. Each membrane is composed of minute, square plates, whose edges are bevelled in such a manner that the outer faces are smaller than the inner, which rest upon the undifferentiated, under surface of the membrane by which all the plates are held together. In passing inwards, the membranes become thinner, less distinct and refractive, while the lamellated structure entirely disappears.

In sections, the retina is usually separated by a considerable space from the two, folded layers of the argentea, which, in the living condition, is perfectly smooth and concave; its thicker outer layer, in the adult condition, never contains nuclei, although one or two may occasionally be found in the inner, less refractive and less differentiated one. The argentea is thicker in the centre of the eye, whence it gradually diminishes to a thin layer, extending to the periphery of the retina, and terminating at the place where the fibres from the axial branch of the optic nerve enter the ommateal sac. In the outer membranes of the argentea, the spaces separating the squares from each other are not superimposed, but arranged so as to fall above the middle of the underlying squares (Pl. 29, fig. 29). In the inner membrane, where the square plates are either extremely thin, or entirely absent, it is impossible to recognize this arrangement. When the argentea is »in situ«, it reflects a soft, silvery light, like that from a highly polished mirror; the refraction of this light by the crystal-like lens gives rise to the well known, emerald and violet colors first seen and described by Poli. By removal of the lens, these colors disappear and we have instead the silvery light of the argentea and the colorless light from the lens. The iridescence produced by the lens, or argentea, depends greatly upon the condition of the animal, and the position of the eye as regards the light. The emerald and violet reflections are often entirely absent. The isolated argentea appears, by reflected light, like plates of polished silver. The transmitted light is differently refracted in various parts, producing red, orange, yellow, blue and purple lights. The optical properties of the argentea are not easily understood, but it appears that in general, while acting as a perfect reflector for incident rays passing through the lens, it offers no great impediment to the entrance of light into the retina, after passing through the colorless eye-stalk and red tapetum.

Although the septum, sclerotica and tapetum stain deeply in hae-

matoxylin, the argentea never, to my knowledge, absorbs coloring matter. KROHN first described the argentea of *Pecten*, and ascribed to it the luminous appearance of these eyes. WILL appeared to confound it with the tapetum. HENSEN seems to have seen the minute, square plates of the membranes, for he mentions the »Stäbchenförmige Molecule«, which he is inclined to regard as cells. HICKSON saw the play of color produced by the argentea, which he considered gave the eyes their »beautiful metallic lustre«. The argentea is formed according to him »of a great number of fine fibrils crossing at right angles«. CARRIÈRE states that, »Das Tapetum lucidum besteht aus feinen Fasern, welche alle in derselben Richtung verlaufen, und zwar, gleich den Seitennerven innerhalb des Auges, quer (senkrecht) zu der Oberfläche des Mantels«.

The tapetum, the red pigment layer of previous writers, usually consists of a single layer of cells, decreasing in thickness from the axial part of the eye toward the periphery, and terminating, with the argentea, at the entrance of the fibres from the axial branch of the optic nerve into the retina. The cells are large, many-sided bodies filled with coarse, red pigment granules, in the midst of which is a round, or oval, vesicle-like nucleus containing, in a clear fluid, two or three deeply stained and irregularly shaped granules, or nucleoli. The red color is preserved excellently well in hot sublimate, while it is dissolved or destroyed in alcohol, or in combinations of picric or chromic acid.

The tapetum forms one of the most conspicuous objects in the eye, and, for that reason, has long been known. It was first described by KROHN, but HENSEN was the first to discover its cellular nature. HICKSON was subsequently unable to confirm HENSEN's observations, and came to the conclusion that »the pigment contains no cellular elements at all«! CARRIÈRE has correctly described and figured the tapetum, which he erroneously considers to be a continuation of the nucleated septum. It must be considered, however, as continuous with the retina, and homologous with the outer ganglionic cells, as we shall explain more fully in treating the development of the eye; (see diagram, Pl. 32, figs. 151—152). A circumstance, which I cannot regard as accidental, is that, in the eyes of all the species of *Pecten* examined, the tapetum is not surrounded by pigment, but is exposed to the light from below. The iris always extends as far inwards as the outer edge of the tapetum, and there abruptly terminates. On the shell side, the iris, as has already been described, extends much further towards the mantle, and forms a narrow, pigmented band on that side of the stalk. We have failed to

form any conclusion, as to what this apparently intentional exposure of the red pigment to the light, signifies.

The optic vesicle, with its eight layers, is contained in the ommateal sac. The anterior wall, the septum of Kroehn, forms a stout and elastic cushion or spring, upon which the lens rests. The septum is formed of a double membrane; the thickened and structureless central part of the outer layer, a little to one side of the optic axis, is perforated by the ganglionic nerve branch (fig. 19); the peripheral part of the septum, gradually diminishing in thickness toward the edge of the ommateal sac, consists of numerous connective tissue cells modified into circular fibres. The nuclei of the cells are extremely difficult to find in the adult condition, on account of their minute size, and flattened shape. They are most easily seen in surface preparations of the membrane, which may be isolated without special difficulty. In young eyes, the nuclei of the septal membrane may be easily seen (fig. 10). The sheath of the ganglionic branch — according to Hensen — fuses with the septal membrane; but my own observations indicate that it terminates when the nerve leaves the connective tissue and enters the blood spaces surrounding the lens. The inner membrane of the septum is uniformly thin and structureless. The ganglionic branch forms a disc-like expansion upon its outer surface, over which the nerve fibres radiate in all directions. Toward the periphery, the nerve disc is so thin that the two membranes become closely united, and finally fuse with each other.

One may easily isolate this inner membrane, together with the disc-like end of the ganglionic nerve. It may then be seen that the outer surface of the membrane is smooth, but that the inner one is covered with the ends of the nerves which have penetrated the membrane. Carrière has attempted to show that the tapetum is continuous with the septum, to which he ascribes a cellular nature. The real nuclei of the septum, he did not see, for it is evident, from his figure 80, that what he considers to be the septum is composed of the septal membrane together with the single layer of cells formed by the continuation toward the periphery of the outer ganglionic layer!

The sclerotica, or inner wall of the ommateal sac, consists of a tough, hyaline, connective tissue membrane, thickest in the median parts opposite the pupil, whence it is continued, gradually decreasing in thickness, to the periphery of the retina, there becoming continuous with the septal membrane. The sclerotica has always been described as a single layer. According to my own observations it is formed of two layers, the inner of which is marked with short parallel cross

lines; the thick, outer one consists of faint longitudinal fibres, the superficial ones of which may contain a few nuclei (Pl. 30, fig. 39). It has only been in three or four instances that the cross markings have been observed, but they were then seen so distinctly that there can be no doubt that such a structure was present. These lines produce the effect of plates of alternating density, rather than of fibres. This structure of the sclerotica seems to be best preserved by treatment with chromic acid, $^1/_5$ % for 24 hours. The sections must be examined in water, or some other medium with a low refractive index. The sclerotica has been considered to be continuous with the pseudo-cornea, by means of the connective tissue layer beneath the iris. The two latter structures are, however, merely continuations of the contractile tissue of the stalk into the anterior pole of the eye, while the sclerotica is directly continued into the septal membrane.

The optic nerve arises from the circumpallial nerve, and, after extending through the centre of the stalk, divides into two, nearly equal branches, of which the basal one abuts against the sclerotica, a short distance on the shell side of the optic axis, and then, losing its sheath, divides into many bundles of free nerve fibres, which, clinging closely to the sclerotica, ascend radiatingly towards the periphery of the retina, where they penetrate, in quite distinct groups, the ommateal membrane, and become continuous with the attenuated ends of the retinophorae, through the centre of which they are extended as axial nerve fibres. The basal, or axial branch of the optic nerve, therefore, consists entirely of the axial nerve fibres of the retinophorae. The division of the optic nerve takes place in a plane at right angles to that of the mantle. The lateral, or ganglionic branch, produced by this division, ascends toward the shell side of the retina, over which it is bent at nearly right angles, and is continued over the surface of the septum, the thick outer layer of which it penetrates just below the inner surface of the lens. After passing both layers of the septum, in the manner already described, its fibres either unite with the ganglionic layers, or pass between their cells to the surface of the rods. In the fibrous layer, two kinds of fibres may be distinguished, the most numerous are extremely fine, and arise from the outer ends of the oblong ganglionic cells: the larger and less numerous ones are the single prolongations of the more deeply situated ganglionic cells of the outer layer. Even in the disc-like expansion of the ganglionic nerve branch, one may see both kinds of fibres, and follow them a short distance into the more compact part of the nerve. That the sheath of the ganglionic branch is

lost, before entering the blood spaces surrounding the lens, is shown by the fact that, as it bends inwards, it gives off numerous radiating fibres from its outer surface, which enter the periphery of the retina, without passing through the thickened central part of the septum. They are the fibres which surround the narrow outer ends of the retinophorae, and of which we have already spoken.

The optic nerve and the proximal parts of its two branches are surrounded by a delicate sheath, beneath which is a cortical, nucleated layer surrounding the central fibrous axis. The connective tissue of the stalk contains several large blood sinuses. The numerous radiating arms of the connective tissue cells, at the periphery of the stalk, become more regularly arranged, and constitute a system of circular and longitudinal muscular fibres. The latter, on the branchial and shell side of the stalk, form two, quite well defined groups of large, striated muscular fibres. Toward the base of the eye, are large, scattered, ganglionic cells, drawn out into several fibres, and filled with granular protoplasm (Pl. 29, fig. 19).

Besides the tissues already mentioned, there are numerous long and refractive fibres, which arise from the mass of fibres at the periphery of the stalk, and, converging toward the base of the eye, penetrate the sclerotica and the superimposed layers, as far as the inner ends of the rods. In the stalk they are easily seen as single, seldom branched, wavy fibres, which, in the sclerotica, expand into refractive, spindle-shaped bodies, — often of a very faint pink color, — and are then continued still further inward, either as single fibres, or divided into several branches. These remarkable fibres, concerning whose origin and formation no very satisfactory explanation can be given, — see Pl. 32, figs. 151 and 152 — are as difficult to preserve, especially the ends with the spindle-shaped swellings, as the two layers of the sclerotica, and, like them, their preservation depends upon conditions, which I was neither able to understand nor control. In successful preparations, the number of the spindles seems to vary considerably; in one instance, in which they were preserved with remarkable clearness, I could only count three or four in each section: in other cases, as many as fifty or sixty could be seen.

Development of the Eyes of Pecten.

The following observations concerning the development of the eyes of *Pecten* were made upon young specimens, from 1--3 mm. long, of

Pecten opercularis. Other species, as *P. pusio*, *P. varius*, *P. flexuosus*, *P. inflexus* and *P. testae*, were also studied, but, in all except *P. pusio*, the differences were unappreciable.

The following description, with the exception of one or two remarks concerning *P. pusio*, refers entirely to *P. opercularis*.

The mantle edge of young Pectens has the three characteristic folds well developed. In the adult, these folds are enlarged and complicated by the presence of secondary ones, and several rows of tentacles. The walls of both the ophthalmic and shell folds are specially thickened, and ciliated on the shell side. The former, in *P. opercularis*, is short and thick, its free extremity being divided into two thick-walled and ciliated lobes; in *P. pusio* it is unequally forked, the outer division being much longer and thicker than the inner.

The pigment in the youngest specimens, 1 mm long, is entirely confined to the eye spots. In larger ones of 2 mm, the velum is covered with light yellow or red blotches, in which are many large, scattered ommatidia, usually single, but often united into pairs. They form irregular black spots, consisting of several darkly pigmented cells surrounding a central colorless one. These isolated ommatidia are larger and more conspicuous than any I have ever seen. In the adult, they are less prominent and may disappear entirely. Between the base of the ophthalmic fold and the velum is a narrow pigmented band, extending the whole length of the mantle, and, at places, deepened into longitudinal grooves, from the bottom of which are often developed the hypodermic thickenings, which constitute the rudiments of the eye. The thin branchial wall of the ophthalmic fold, usually colorless, with here and there a minute, yet black pigmented pit (fig. 2 *y*), is seldom provided with cilia, which are principally confined to the two thickened, terminal lobes and the opposite face of the fold. The pigmented pits consist of minute, deeply pigmented cups, sharply circumscribed, and not to be confounded with simple, irregularly shaped pigment spots upon the level surface of the ophthalmic fold. Not more than three or four cells, completely filled with black pigment, take part in the formation of these pits, which, in their position and general appearance, recall the invaginated eyes of *Arca*. The colorless cells, so universally present in the latter, could not be detected; but in spite of their absence (probably due to having escaped notice on account of their minute size and the difficulties of observation), I consider that these transitory pigmented cups are homologous with the invaginated eyes of *Arca*.

In cross sections of the very youngest specimens (1 mm long), may

be seen, at the base of the ophthalmic fold, between it and the velum, a few large cells constituting small oval thickenings, the rudiments of a future eye (fig. 18)[1].

The cells of the thickening are large and columnar, striated at the outer extremities, while at the inner end they are clearer and bounded by faint lines. Instead of terminating in a sharply defined boundary, the protoplasm is often drawn out into many amoeboid-like arms, in the larger of which are nuclei. The boundaries between the cells are very faint and often invisible. The cilia, which are usually confined to the apical lobes (fig. 2), in this case extend over the optic thickening (fig. 18). On the outer edge of the rudimentary eye (that is away from the hinge), the nuclei are smaller and show a tendency to form a double row. In the next stage (fig. 14), an increased development is indicated by the greater number of nuclei on the outer side of the thickening, and their tendency to form several rows. They are likewise smaller than those forming a single layer on the opposite side. In this example also, the cilia have extended over the optic thickening, but they are fewer and smaller and appear to be degenerating. Both figs. 14 and 18 are sections of larvae, 1 mm long, in which no pigment was developed. In these young specimens, the absence of anything like a basal membrane, and the manner in which the inner ends of the cells are drawn out into naked, protoplasmic, amoeboid arms, some of which contain nuclei, is worthy of notice.

By continued proliferation of the cells on the outer side of the optic thickening, an oval, knob-like papilla is formed, the long diameter of which is parallel with the optic tract (fig. 11).

The optic tract is now pigmented, as well as the base of the papillae at whose summit (fig. 11) the pigment is absent. The wall of the thickening becomes better defined and consists of a single row of regularly arranged nuclei, except on the outer side where the proliferation to form the hypodermic core continues, thus, at that point, preventing the formation of any sharp line of demarkation between the superficial hypodermis and the underlying cells. The difference in the manner of division between the cells of the upper and lower side of the optic papilla gives rise to a change in form and direction of growth. At the point *h.y.* fig. 11, the plane of division is parallel to a tangent at the surface, and therefore the cells grow inwards to form the core.

---

[1] For the sake of convenience in the following description, we shall speak of the pigmented band, from which all the eyes originate, as the »optic tract«.

On the inner side, the plane of division is at right angles to the tangent, and consequently the hypodermis at that point increases in extent, but remains single layered. This causes an elongation, and flattening of the papilla, the proliferating point, *hy*, assuming a position more and more on the outer side. At first the hypodermic core is not at all sharply defined; several of the more deeply situated cells (figs. 11, 12 and 16) separate from the rest and mingle with the numerous connective tissue cells, from which they finally become indistinguishable. They are the ganglionic cells, which later provide the eye with nerve fibres. The division of the cells, on the outer side of the papilla, soon ceases, and the solid core of deeply stained nuclei becomes surrounded by a well defined, single layer of hypodermis, containing dark, homogeneously stained nuclei (figs. 12 and 16). Several connective tissue cells have grown, by rapid divison, between the hypodermis and the core, around which they form a single layered capsule of cells loosely connected by means of protoplasmic outgrowths. The nuclei are distinguished from those of the hypodermis by containing a clear, faintly stainable fluid, in which are several minute and intensely stained bodies, often collected into a flattened plate in the centre of the nucleus. Up to a late period in the development, these characteristics serve to distinguish the connective tissue cells from those of the hypodermis. At the base of the core are several large ganglionic cells, one of which is represented in fig. 12. After the core has been entirely separated from the hypodermis and enclosed within the connective tissue capsule, the whole papilla becomes elongated and somewhat flattened, while a disc-shaped cavity appears in the centre of the core, transforming it into the optic vesicle, the equally thick anterior and posterior walls of which, at first, consist of a single layer of cells. An inequality in the two walls soon appears, in that the nuclei of the outer, retain their radial arrangement, while those of the inner become tangentially disposed, at the same time forming a double layer of lighter colored nuclei (fig. 4). The outer layer of the optic vesicle develops into the retina, while the two inner ones give rise to the argentea, *ag*, and tapetum, *ta*.

The cavity of the vesicle, which becomes more and more flattened, in the earlier stages appears to be filled with a clear fluid, through which delicate, protoplasmic filaments pass from the inner to the outer wall.

In the following stages, the posterior wall becomes more sharply defined, and here, for the first time, the cells of the optic vesicle are provided with distinct cell walls (fig. 5). The outer row of cells, ag^1 and ag^2, becomes filled with refractive, yellowish green granules, some

of which soon lose their color, and, at the outer surface of the cells, assume a regular arrangement in layers. With their loss of color and further development, the granules become more refractive and flattened, until they finally unite to form the membranes of square plates, so characteristic of the argentea in the adult. By the overlapping of the cells (fig. 5), the argentea is soon converted into a distinct double layer, of which the outer cells become most quickly transformed into the reflecting membrane, while the inner retain for a long time their nucleated, protoplasmic structure.

The retinal layer (fig. 5, *r*) increases in thickness, and its large, deeply stained, oval nuclei, containing numerous dark granules, become two or three layers deep; at the same time a slight indentation on the outer surface indicates the beginning of the saucer-shaped depression of the retina which, in the adult, is lined with the outer ganglionic cells. An extremely delicate structureless membrane forms the boundary of this depression and furnishes the first trace of the septum (fig. 5, *s*). Just above the latter, the nuclei of four connective tissue cells are collected, being the first step toward the formation of the lens. The further development of the retina is accomplished by an increase in the depth of the central depression, below which the outer ganglionic layer becomes established by the arrangement of the nuclei in a single layer, and the appearance of the cell walls. The nuclei, on the thickened periphery of the retinal layer, are still characterised by being more deeply stained, and arranged three or four deep. As these changes become more and more marked, the retina divides into three zones, consisting of the fibrous (fig. 17 *y*), the ganglionic (*r*), and the retinophoric layer (*n.rf.*). The fibrous layer is first seen beneath the septum, as a clear area, which gradually increases in width, until it has reached the condition represented in fig. 17. The ganglionic cells, which in the earlier stages we have seen separated from the hypodermic core, can no longer be distinguished; but, from the tissue of the ophthalmic fold arise numerous, varicose, nerve fibres which, reaching the eye, penetrate the wall of the optic vesicle, where they divide into numerous branches. These nerve fibres are the remnants of the outer ends of ganglionic cells, which — after the withdrawal of their nuclei and cell bodies from the eye into the underlying tissue — still remain united with the retina by a long nerve fibre, the end of which indicates, approximately, the original position of the ganglionic cells (figs. 4 and 5 *n. f.*). With the development of the retina these fibres increase in number and assume a more parallel arrangement. Whereas at first the fibres seemed to terminate indefin-

itely in the retinal layer, they now appear to end abruptly in the drawn-out ends of the ganglionic cells. Besides the nerves, the fibrous layer also contains numerous, minute and deeply stained particles, which, in the later stages, disappear entirely (fig. 17 *n. f.*). The middle, or ganglionic layer is formed of a single row of large, round nuclei, whose cells are filled with coarse, granular protoplasm. The periphery of the retina is filled with several rows of nuclei, imbedded in a clear protoplasm, a part of which gradually grows toward the centre of the eye, and forms a clear, narrow band beneath the ganglionic layer (fig. 17).

The lens has increased somewhat in size (compare figs. 5 and 17) and begins to show traces of its future shape; at its periphery, it still passes insensibly into the thin layer of connective tissue cells, surrounding the optic vesicle.

The epithelium of the eye consists of a thin layer of cells, the nuclei of which are widely separated. The greenish yellow pigment granules, which at first were only present around the base of the eye, have encroached upon the anterior pole, around which they form a deeply pigmented and nearly complete ring, the iris. The anterior pole remains colorless and forms the cornea. The iris is best developed upon the branchial side of the eye; on the opposite side only traces of pigment are to be found.

The tapetum forms a single layer, filled with red pigment, before the pigment of the iris has appeared. The cells first become filled with coarse, colorless and refractive granules, which soon acquire the characteristic red color of the tapetum.

The nuclei of the retinophorae, which at first form a thickened ring around the retina, gradually grow inwards towards the centre of the eye. It is not till quite late in the development, after the appearance of the rods, that the cell walls, containing the nuclei, become visible.

To determine the exact manner in which the rods develope, is an extremely difficult problem. Although my sections of that stage were most numerous and perfect, I was unable to come to any satisfactory conclusion as regards their origin. The clear space, represented in fig. 17, *y*, increased in thickness up to a certain point and then the faint outlines of the rods, together with the pseudo-membrane, suddenly appeared, only a little less distinctly than those of fig. 10. The only difference, between the rods when first seen and those of the adult, was in the large size of the axial core of the former, and the extremely thin shell, or sheath, scarcely visible except at the tips of the rods.

As soon as the latter could be clearly distinguished, they were seen to contain an axial nerve fibre.

The changes, by which an eye as complete as that represented in fig. 17 is transformed into the adult condition, are of no great morphological value, and are easily comprehensible without the use of figures. The lens increases in size, while between it and the cornea, the pseudocornea is formed by an ingrowth of connective tissue. The increasing convexity of the lens causes a space to be formed between it and the retina. The nucleated septal membrane is produced by the flattening and elongation of the connective tissue cells beneath the lens. The fibrous layer becomes more sharply defined, while the small deeply stained bodies (fig. 17 *y*) disappear.

The ganglionic cells increase in number, fig. 10, and form a double layer, from the periphery of which several small cells subsequently become separated and attach themselves to the ingrowing retinophorae (fig. 10, *d. c. c.*). In this manner, the two layers of ganglionic cells become definitely established.

The argentea undergoes no great change after the condition represented in fig. 17. The nuclei simply decrease in size until they finally disappear, with the exception of those of the inner layer where, in the adult condition, one or two aborted nuclei may rarely be observed.

With the appearance of the rods, a fourth layer, the vitreous network, is produced, either by a secretion, or transformation of the outer argentea. The vitreous network, in contrast with its subsequent condition, forms a thick homogeneous and structureless layer (fig. 10, *i*). The innumerable, isolated fibres, which even in the earlier stages innervated the eye (fig. 4 and 5), subsequently unite to form a single, loose bundle of nerve fibres, the primitive optic nerve, which later divides into the more sharply circumscribed, axial branches of the definite optic nerve. All the nerve fibres supplying the optic vesicle are not collected to form the optic nerve, for many (fig. 10, *x*), terminating in the base of the vesicle, retain their primitive arrangement and appear to penetrate the sclerotica, tapetum and argentea, as far as the rods. Most of these fibres, in the opposite direction, are turned toward the shell side of the stalk, where they become loosely united with each other and connected with the ganglionic swelling of the circumpallial nerve from which the optic nerve originates (fig. 10, *cp. n.*). Even in the fully grown animals, these nerves, already described, may be seen as rather

large, refractive, wavy fibres, which appear to have lost (?) their nervous function.

The circumpallial nerve contains as many ganglionic swellings as there are optic nerves. In many, if not all, of these ganglia, there is a peculiar infolding dividing them into halves (fig. 10, *cp. n.*).

The free edge of the ophthalmic fold contains at regular intervals, large ova-like cells, which may be seen in preparations of the whole mantle edge, as well as in section (figs. 2 and 7). I am unable to offer any suggestion as to their signification.

In the neighborhood of the hinge, the branchial wall of the mantle of younger specimens is thrown into a variety of thick ciliated folds, the nuclei of which are, in most cases, several rows deep (figs. 1 and 9). The outer of these folds is occasionally thinner and more protuberant than the others. It is likewise characterized by its innumerable cilia, so closely packed and equal in length that they appear more like a striated protoplasmic layer, than cilia; they also form little tufts or groups over each flattened cell (fig. 1). In some cases, one of the folds becomes especially enlarged at its extremity, the walls thickening to form a kidney-shaped body with a great many small, deeply stained nuclei (fig. 15). The surface is covered with a cuticula provided with minute papillae, from each one of which originates an enormously long cilium continued through the cuticula into the clear cortical layer (fig. 15, *a. y*). Toward the hinge, the ophthalmic fold may undergo a similar change, in that both its walls become greatly thickened and filled with several rows of small nuclei (fig. 13); in this instance, however, the cilia are absent. The tentacles are usually developed between the eye and the velum, but towards the later stages, it often happens that they may originate at the base of the ophthalmic fold, between it and the eye (fig. 7).

While in Trieste, I partially prepared a paper upon the sense hair papillae of Mollusca, the publication of which was delayed with the hope of finishing certain observations, not as complete as I desired. While studying the development of the eyes of *Pecten*, my attention was attracted by certain facts, concerning the origin of the tentacular nerves and the sense papillae, which promised to throw light upon the origin of the optic nerves. It was also necessary, for other reasons, that a comparison should be made between the development of the eyes, and that of the tentacles, in order to determine the relation between the two structures, and to see whether, as has been suggested, the eyes are modified tentacles or not.

The following remarks, concerning the origin of the sense papillae,

do not properly belong here, and therefore only enough will be said to serve for comparison between the development of these fibres and those of the eye. A more detailed account of the sense hair papillae and their origin will be reserved for a future paper.

The sense hair papillae may originate at any place along the outer surface of the velum, or along the optic tract. They appear, at first, as thickenings of the hypodermis — similar to those of the eyes — which soon become conical, with a tuft of stiff sense hairs at the apex (fig. 6). The inward proliferation of the cells, at that point, gives rise to an ectodermic core, which becomes transformed into a longitudinal nerve with which every tentacle is provided. As the papillae increase in length, tufts of sense hairs are formed on the sides, each connected with one or two ganglionic cells (fig. 6). In those papillae, on the surface of the velum (fig. 8), which do not develop into tentacles, no nerve is formed; but two or three cells are separated from the summit of the papilla, and wander into the underlying tissue, there forming ganglionic cells, the nerve-like ends of which may terminate in a small number of sense hairs; or, if the cells are more highly specialized, the sense hairs may be absent, and the terminal fibres divided into numerous fibrillae, which supply the adjacent cells.

Many of the papillae are deeply pigmented; others on the contrary may be entirely colorless.

Ostrea.

I have not been able to find, in this genus, the eyes referred to by Will and others, and, since more recent authors have been equally unsuccessful, we must, I think, believe that he was either mistaken, or examined some other species.

Besides the pigment scattered irregularly over the surface, I have observed, beneath the epidermis, a great many pigment balls (from .01 to .005 mm in diameter) smaller than, but similar to, those of *Cardium*. The tentacles are nearly pigmentless and ciliated. The hypodermis at the extremities, is thickened and supports a number of sense hairs; this is also the case with *Mactra*. In the pigmented areas, the same colorless cells, as in *Arca*, are seen surrounded by pigmented ones, and undoubtedly represent scattered ommatidia.

I can confirm the statement of Sharp, that *Ostrea* is sensitive to changes in the intensity of light. He has sectioned the pigmented areas and finds two kinds of cells, pigmented and colorless ones, which he

compares to those found by FRAISSE in *Patella*, and believes, with him, that the latter secrete the cuticula, while the former are those sensitive to light.

Mactra.

The extremity of the sipho of *Mactra stultorum* is provided with a number of oval pigmented areas, varying in color from madder brown to dark purple, or even jet black; some, usually the darkest ones, are placed at the base of the tentacle, others, similar in shape, but lighter colored, are to be found on the free edge of the sipho. In the latter case, the pigment cells are arranged in small groups, in the centre of which is a clear, refractive spot. At the base of the tentacles, the cells are too deeply colored to admit of such a clear view. In the latter instance, it appears as though the pigment was deposited beneath the surface, but, unfortunately, the superficial examination that I gave them will not allow me to make any positive statement; I, however, believe that the clusters of pigmented cells, in the centre of which were the clear refractive points, are the same structures we have seen in *Arca*, that is ommatidia, composed of pigmented cover cells surrounding a central colorless one.

In *Mactra helvetica*, the pigmented areas are less numerous but apparently more highly specialized.

SHARP has examined *Mactra solidissima* and found the same sensitiveness to light and shadow, as in other genera with which he has experimented. I have tested *Mactra stultorum* and *Mactra helvetica*, in the same manner, and found that they also have this sensitiveness to a marked degree. His statement that the pigment cells tend to form shallow grooves at the base of the tentacles, I am neither able to confirm nor refute, having never studied them by means of sections, as he has done.

Pinna.

The bodies on the mantle of *Pinna*, first described by WILL as eyes, have in more recent times been supposed to possess some other function than that of vision. That they have the general shape and appearance described by WILL, can easily be seen on superficial examination. The slit-like fold, which he considers to form a kind of iris, is caused by

muscular contraction of the mantle, and may, or may not be present. Carrière, after an examination by means of sections, concludes that the organs in question are not eyes, but peculiar glands.

Toward the expiration of the time at my disposal for the preparation of this paper, I was enabled to examine hastily some macerated preparations, and found the eyes (?) composed of an immense number of conical cells, expanded at the outer extremity and drawn out to a point at the inner; they were filled with a mass of refractive, closely packed, globules, — which, indeed, gave them the appearance of gland cells, — and were surrounded by narrow, ciliated cells, occasionally faintly colored at their expanded outer ends. Upon the external surface, the large cells were often provided with several, longitudinal fibres, which appeared like the nerve fibres seen in the retinophorae of *Arca*, but I could not decide whether they really were so or not. These organs present several peculiarities which render a more accurate study of them highly desirable. Their position on the edge of the mantle, and their hemispherical shape, show, at first sight, considerable resemblance to the faceted eyes of *Arca*, to whose retinophorae and cover cells, the large colorless cells, drawn out to a point at their inner ends and surrounded by smaller ciliated ones, might be compared. The absence of pigment does not offer any serious difficulty, and, if it could be shown that the innervation and composition of the large cells was the same as in the retinophorae of the faceted eye of *Arca*, we should be obliged to consider these problematical organs of *Pinna* as eyes, rather than glands. It seems, however, that in the absence of such observations, the question must for the present be left open. That *Pinna* has some organs of vision, is shown by the same simple experiments as have been tried upon other Mollusca; but whether the seat of this sensitiveness to light lies in the so-called eyes of Will, or in the masses of dark pigment so abundant upon the edge of the mantle, is of course difficult to decide.

Avicula.

Avicula was examined very hastily, just before sending the proof sheets to the printer. It is extraordinarily sensitive to changes in the amount of light, the least shadow causing it to close the shell quickly, and with such force as to indicate that even this slight change acts as a considerable irritant. The simple, diffuse ommatidia, the only

visual organs present, are sensitive to the difference in light produced by holding such a small object as a pencil between them and the window. Even a shadow, so faint as to be imperceptible to the experimentor, caused the immediate contraction of the mantle. The experiment is so simple, and the result so evident, that there is no possibility of a mistake in observation. This special case was of unusual interest to me, for here the simplest kind of eye known is accompanied by a sensitiveness to light and shade, not exceeded even in *Arca*, so lavishly supplied with much more perfect visual organs. We are here led to suspect the presence of some other factor which must, when known, account for the apparent agreement in functional powers between two organs so widely different in structure. Let us suppose a number of animals with equally perfect eyes, having the same structural perfection and functional powers, then, every thing else being equal, the same irritant would produce the same effect upon them all. But let us suppose that, after generations of existence under varying circumstances, the eyes remained stationary; then it would be found that the same cause would no longer produce the same effect. We may suppose that the results would be varied by the following factors.

1. By an inherited association of a sudden change in the amount of light with some danger, to escape which the animal must close its shell. Such an instinct would easily be acquired by Molluscs preyed upon by other animals, as e. g. Paguridae that are very expert in extracting animals from the shell by means of their peculiar shaped claws. Danger, in the shape of an approaching crab, would, like all other coming events, cast its shadow before, and the watchful Mollusc, that was fortunate enough to close its shell in time, would have the chance of transmitting to its descendants a tendency to be extremely sensitive to any slight change in the amount of light.

2. The results will be alike in both the following cases; (a) if there has been no such association between a difference in light and some impending danger; or (b) if by frequent repetition, the animal has become accustomed to the changes in the amount of light. In either case an ordinary shadow would not cause muscular contractions.

3. It is supposable that the same image will produce the same effect in two equivalent visual organs, but the effect may be transmitted to a nerve centre with different degrees of intensity, so that entirely different perceptions will be the result.

These suppositions, which have been merely outlined, so run into each other that they allow the interpolation of subdivisions, and a much more extended treatment; this will, however, suffice for my purpose, for it enables me to arrive at an important conclusion of practical value: if, for certain reasons, the same combination of light vibrations, acting upon the same visual elements, produces different perceptions, or different intensity of reflex actions, then it becomes actually impossible to determine the relative functional powers of two eyes, by the difference in effect produced by the same image, or by the same combination of light vibrations; and, conversely, neither can one determine what effect will be produced by the perception, through equivalent eyes, of the same image. There are plenty of cases to illustrate both sides of this proposition; therefore when a person attempts to judge of the perfection of an eye by experiments alone, his deductions are liable to be wrong, or at least to contain an abundance of uncertain elements.

The necessity of keeping these facts in mind is only too evident in the present instance. By experiment alone, we would be led to suppose that *Avicula* had eyes at least as complicated as those of *Arca*; but we are surprised to find that there are only a few scattered ommatidia, which would entirely escape the notice of one who had not seen them better developed elsewhere. But if we are led into such false conceptions by experimenting upon organs, which, the first glance tells us, are widely different in structure, how can we determine, by experiment alone, the relative perfection of organs which are nearly alike in histological structure?

Cardium.

The rather massive sipho of *C. edule* is beset with a double row of tentacles, which, in the expanded condition, form a radiating fringe around each of the siphonal openings. On the anterior and posterior side, the fringe attains its greatest development, while, between the anal and oral openings, it is reduced to a few, small, scattering tentacles; those on the anterior side of the oral opening are the largest of all, and one of these, from which the remaining ones differ but slightly, we shall select for description. It is extended directly away from the oral opening, with the exception of the expanded tip which is bent nearly at right angles towards the sipho (Pl. 31, fig. 113). On the side away from the latter, is a semi-circular band of brown pigment cells; the remainder of the tentacular hypodermis is colorless.

On *C. edule* I have counted fifty-one eye-bearing tentacles, — so large that one could distinguish the pigmented band with a hand lens, — about the oral or anterior opening, and sixty-two, around the anal one. At the tips of the tentacle, on the lips of the cup-like hollow, are tufts of stiff, sense hairs. Cilia, as far as I could see, were not otherwise present on the tentacles.

In the connective tissue of the sipho, beneath the hypodermis, are many irregular aggregations of large, round cells filled with dark brown pigment.

The remaining portion of the mantle is pigmentless, with the exception of a narrow band on the shell side of the mantle.

Most of the tentacles are single, but I have observed several cases in which the apex was forked, each end bearing an eye. The hypodermis is thrown into many irregular, circular folds; there are also two remarkable, longitudinal ones, extending the whole length of the tentacle, one on each side (Pl. 31, fig. 113 *x*). At the end of the tentacles, beneath the band of pigment, is an organ containing all the elements characteristic of an eye. It consists of a roughly spherical mass of large cells, — with sharply defined cell walls and nuclei, — when living, containing a faint red coloring matter. The periphery of the cells is filled with fine granular protoplasm, which gives them the peculiar appearance represented in the drawing (fig. 112). When fresh, they are transparent and refractive, so that one may see through them the silvery light reflected from the argentea. The former, in combination with the red light from the large cells, causes a brilliant iridescent play of colors similar to that produced by the red pigment and argentea of *Pecten*. The extremely simple retina, — which is oblong in shape, the short diameter being at right angles to the pigmented covering —, consists of five or six rows of cells, the ends of which are directed inwards, and rest upon the mass of connective tissue fibres which serve at once as a capsule and tapetum. The opposite extremities, near which are situated the large, oval and sharply stained nuclei, appear to terminate in single nerve fibres, which pass out of the capsule, on the side opposite the pigmented band, and, bending at right angles, extend along the axis of the tentacle as isolated fibres. At the angle of each of these cells, nearly opposite the large nuclei, is a small and poorly defined cell containing a minute, but deeply stained nucleus. It seemed, at times, as if I could distinguish an extremely delicate membrane between the retina and the red cells, but I cannot say with certainty whether it was really there or not.

The argentea (Pl. 31, fig. 112 *ag.*) is similar to that of *Pecten*, and consists of connective tissue cells, the bodies of which are flattened into membranes, composed of minute refractive squares much smaller than those of *Pecten*. In sections, it appears to consist of fibres with minute, refractive varicosities, and might easily be mistaken for a layer of nerve fibres. The best method to observe this »Plättchen« structure of the tapetum is by pressing the ends of the tentacles almost flat under a cover glass; one then sees beneath the hypodermis a layer of what appears to be fine refractive granules, the true form of which can only be distinguished with the highest powers. The cells of the tapetum are not so completely metamorphosed as to lose their nuclei; as is the case in the adult *Pecten*, the nuclei are quite numerous, and may readily be detected as minute, compressed bodies, conspicuous by the intensity with which they are stained in haematoxylin. The argentea envelops the whole eye, but is thickest on the sides next the pigment and toward the base of the tentacle; on the remaining two sides, it is reduced to a thin, hyaline membrane through which the nerve fibres pass to the retina. It is thus evident that the light must come from the summit of the tentacle, and indeed from the invaginated portion away from the pigmented side; the ends of the retinal cells are therefore parallel to the rays of light, as we should expect. Whether the inner ends of the cells are really provided with rods, similar to those of *Pecten*, for example, I cannot say. Perhaps the fact that it was difficult to obtain clear pictures of just those parts where the rods should be, may be considered as favorable to the supposition that they are true retinophorae. There is a striking resemblance between these retinal elements and those of *Pecten*, and, until evidence shall be produced to the contrary, I propose to consider them as homologous, and consequently shall designate the large cells (*rf.*) as retinophorae, and the small ones (*g.c.*) as nervous cells, homologous with the inner ganglionic ones of *Pecten*. Whether there is a central nerve fibre in the former, or not, I was unable to determine; this is a point of considerable importance for, if it is so, we should then have good reason for supposing that the cells in question are formed by the fusion of two cells, just as they are in so many other cases. The cellular body (*l*), which we shall speak of as a lens, — although it is probable that it combines in itself another function besides that of concentrating the light, — is composed of large characteristic cells, which, however, are not confined to this region alone, but extend thence in a double row, nearly half the length of the tentacle; they then break up into irregularly scattered cells,

which have not lost, meantime, any of their characteristic color or appearance.

The nuclei of the hypodermis invariably contain nucleoli, with the exception possibly of those which are so constricted that it is impossible to determine whether nucleoli are present or not. The nuclei of the pigmented band are situated close to the inner ends of the cells and are distinguished by absorbing staining fluids more deeply and evenly than those of the unpigmented portions.

It has been known since Will's time, that the ends of the tentacles can be in-, or e-vaginated at pleasure. The former process is accomplished by the contraction of longitudinal muscular fibres, the thickened, nucleated ends of which form a muscular ring attached to the inner surface of the hypodermis at the apex of the tentacle. By the contraction of these muscles only that part of the apex away from the eye will be invaginated. Even in the most extended natural condition, the tip of the tentacles is never convex, but on the contrary, slightly concave, as represented in fig. 112.

Still further contraction draws the pigmented band over the opening of the eye in such a manner as to prevent the access of light to it. Will was the one, who, in this case as in so many others, gave us the first description of these structures, and correctly considered them as visual organs. His description of their external characters is perfectly correct, as far as it goes; to this account nothing has been added up to the present day.

Carrière has also examined these structures and asserts that they are not eyes. Although he is careful not to call them luminous organs, one can see that he is inclined to lay stress upon the luminosity of some of the cells. He says, for instance, p. 97. »Augen jedoch sind es nicht und desshalb kann ich an dieser Stelle keine eingehendere Beschreibung der leuchtenden Zellen des Epithels und der Tentakelspitze geben. Ich glaubte nun Leuchtorgane vor mir zu haben. Schließt man aber das Licht gänzlich ab, so erlischt der Glanz und es findet hier somit keine selbständige Lichtentwicklung statt.«

Sharp has been less successful than Carrière in finding the eyes of *Cardium*: he declares that none are present in either *C. edule*, *C. muricatum*, or *C. magnum*; this, however, is probably due to the fact that he only examined specimens preserved in alcohol, which quickly dissolves the red pigment; one may then easily fail to see the lens

and retina situated below the epithelium. But they are not so easily overlooked in *C. edule*, where one side of the eye is covered with brown pigment, not soluble in alcohol.

If we start with the supposition that all eyes are modifications of hypodermic cells, against which there can be, I think, no very serious objection, then it is natural to expect that, the farther the organ has become removed from the seat of its origin, the older it is, and the more changes it has undergone. But we also find, that those organs, which are phylogenetically the oldest, or which have passed through the greatest number of intermediate changes, are either highly developed, or were so once. In the present instance, the changes necessary to evolve such an organ from simple hypodermic cells must have been radical and numerous, and it is not easy to imagine any plausible method by which such a process could have taken place. But, in spite of the fact that it is so highly differentiated as regards what must have been its original condition, it is still an extremely simple organ, whose functional power must be of a very low order. I consider, therefore, that during the long and complicated series of changes necessary for the evolution of such an organ, it at one time probably reached a much higher structural, as well as functional condition, and that the present, very simple organ is due to degeneration.

Cardium tuberculatum.

In this species, the pigmented band at the summit of the tentacles is absent, and the brilliant lustre, so characteristic of *C. edule*, is almost entirely wanting. But, with a careful examination, one easily sees two rows of large, ova-like cells, closely packed, and extending from the tip of the tentacle, where they unite in the median spherical mass above the retina, nearly to its base. These cells contain diffuse coloring matter which gives them their reddish tinge. The same form and general arrangement of the tentacles obtain here as in *C. edule*, but cilia or sense hairs, I have not been able to detect.

The tentacles of *C. tuberculatum* are very sensitive to the amount and intensity of light, while, on the other hand, irritation by contact, and shocks or movements of the water caused by a sharp tap upon the glass in which they are contained, apparently produce no effect upon them. This is just the opposite to what is found in *Pecten*, where the tentacles are extremely sensitive to tactile impression, or to coarse

vibrations, irritation of one causing immediate contraction of all the others, or even of the whole mantle. But, in *Pecten*, the tentacles are richly supplied with sense hair papillae, while this is not the case with *Cardium*, where, however, the sensitiveness to light is highly developed; for variations in the intensity of the latter, caused by shadows, produce lively movements of the tentacles, which may result in violent contractions of the whole animal. After repeated experiments, the irritating effect seems to be diminished, so that, finally, even quite deep and sudden shadows may produce only restless or uneasy movements of the tentacles, or perhaps no effect at all.

Cardita sulcata.

In fresh specimens, the only material I have examined, may be seen the orange-red mantle edge, near the oral end of which are five or six large pigment spots, dark brown or nearly black in the centre, but fainter near the periphery. In these pigmented areas, over which the cuticula is specially thickened, one may see numerous, scattered ommatidia, consisting of four or five dark-colored cells arranged around a single, central one, two of which are often situated close together. The latter may be found on the edge of the dark spots, as well as in the reddish colored area, surrounded, in the latter instance, by pigmented cells of an orange-red color, instead of black. Over the pigmented areas, the cuticula was especially thickened, but not faceted.

No experiment was made to test the sensitiveness of these animals to light, but I cannot doubt they have this property, since the diffuse ommatidia they certainly possess, appear to be as highly developed as those of *Avicula*, which, in comparison with the complexity of its organs, has this sensibility developed to a truly wonderful degree.

No statement, that I am aware of, has ever been made concerning the eyes of this genus of Molluscs.

It is not unworthy of remark, that two genera so closely allied as *Cardium* and *Cardita* should have eyes so different from each other.

Haliotis.

It was intended, in studying the eyes of this Mollusc, simply to test my observations on *Arca*, concerning the nerve endings in the retinidia, and the double structure of the retinophorae.

Among the many authors, who have described, in more or less detail, the eyes of Molluscs, three have given special attention to this genus. There is no room for a great difference of opinion as to the coarser anatomy of the eye. It is principally concerning the more minute, histological structure that I desire to speak, and to which I have given most attention. There is hardly any difference of moment between the eyes of *Haliotis*, and the invaginated ones found in *Arca*. The former may be considered as pigmented pits in the thickened hypodermis, with a specially thick cutienlar covering, the outer and inner layers of which have become highly differentiated to form, in the first instance, the vitreous body and the lens, and, in the second, the richly innervated layer of rods. The so-called retinal cells consist of two elements, exactly homologous with the pigmented cover cells and the retinophorae of *Arca*. The pigmented cells are extremely long and narrow (figs. 68 and 62), their inner third or half being reduced to a slender hyaline stalk, or bacillus. The length of the cells varies greatly, those opposite the opening of the cup being the longest. The nuclei form a gentle swelling in about the middle of the cells, they may, however, be situated at different levels, so that it might easily be imagined there were two nuclei in each cell. Such, however, is not the case, as it may easily be seen that the outer ends of the isolated pigment cells are completely filled with intensely black pigment with which they seem to terminate; the clear, central axis of Carrière has no existence. In special preparations, the cell is seen to be sharply constricted at its outer end into a colorless rod, narrow at the base, and continued outwards until it terminates in an expanded end (fig. 62 *rh*). The pigment contained in these cells usually consists of fine, dark granules which often fuse to form large, round balls, equal in diameter to the width of the cell.

The bacilli (figs. 68 and 62 *bc*.) terminate at their inner ends in several fine fibres, which appear to rest upon a very delicate basal membrane. Several of these cells, the exact number I have been unable to determine, surround a single, colorless one with a large basal nucleus; the colorless ones are the so-called »Stützzellen«, or secrete-cells, as some have considered them, but they will here be called the retinophorae, since they are homologous with the similarly named cells in the eyes of *Arca* and *Pecten*; although, as I have already remarked in the introduction, the pigment cells likewise support retinidia, still the colorless cells alone perform this function in the more highly developed forms. Just as in *Arca* and *Pecten*, the retinophorae of *Haliotis*

are formed by the fusion of two cells, one nucleus of which retains its original characteristics, and may be readily seen situated at the base of the cell. The other nucleus may, in many cases, become so degenerate as to entirely escape notice; but still, in carefully stained specimens, it at times appears as clearly defined as in ordinary cells, although it is usually seen as a homogeneous, faintly stained, oval body (figs. 66 and 67 *n. rf.*[2]) at the outer end of the cell, in the centre of a gentle swelling. Between the two nuclei, the cells are often constricted to a narrow neck, or even to a slender fibre; the outer part terminates in a narrowed portion filled with fine granules, which stain in haematoxylin, and give to this part a special prominence.

When seen in cross sections, this granular part projects a short distance beyond the ends of the pigment cells (fig. 58 *x*). In one instance, I found a very beautiful cell, the outer end of which terminated in two separate pieces (fig. 66) furnishing a most conclusive proof that the retinophora, with its two nuclei, was formed by the fusion of two cells. The cell contents consist of a clear, protoplasmic mass in which are imbedded many granules of various sizes, some of which are so refractive as to appear like pigment granules. The distinction between the pigmented cells and the colorless ones is not as sharp as in *Arca*, for I found several that I was in doubt whether to call pigment cells or retinophorae. The inner ends of the latter terminate in a relatively large, varicose nerve fibre, into which they are so gradually transformed that it is difficult to tell where the cells end and the fibres begin. One may follow the fibre in its course through the centre of the cell, passing to one side of the large basal nucleus, until it reaches the apex, where it issues again and passes outwards between the double rods of the retinophorae. Other nerve fibres follow the wall of the cell to its outer extremity, where they appear to terminate. The fibres often hang freely from the cells, so that one sees they are provided with numerous extraordinarily fine fibrils (fig. 66) exactly similar to those found in *Arca*. But the most conclusive proof that nerve endings occur here similar to those in *Arca*, was found by treating the rods in such a manner as to dissolve the cuticular substance of the rods, leaving the mass of nerve fibres perfectly free and intact. To do this, the eyes were hardened in 2% bichromate of potash, for 24 hours, and then removed to dilute glycerine, 1 part to 4 parts of distilled water; a further treatment with strong glycerine followed, after which they were washed in distilled water. Small pieces may then be placed in acetate of potash or water, separated with

needles, and examined with a high magnifying power. Although I have not always been equally successful, some most brilliant preparations were obtained, in which could be seen half a dozen or more nerve fibres extending along the wall of the cell, over the outer ends of which they projected in long festoons, whose length often exceeded that of the cells themselves. The principal fibres were quite large and perfectly distinct, with very few side branches; but towards the extremity, they broke up into many smaller branches, which continued to subdivide more and more rapidly, until they at last ended in myriads of the finest fibrils, not terminating freely, but uniting with each other to form a perfect network of continuous fibrillae. In some cells, all the fibres, with their mass of terminal fibrillae, remained so united as to retain the shape of the rod before the cuticular substance was dissolved; in other cases, the large branches had become separated from each other, and were turned and twisted in all directions; fig. 63 is only one out of hundreds of similar cells, each provided with the long festoons of nerve fibres, the ultimate ramifications of which, with all their confusing complexity, could be seen infinitely more clearly in the original preparations, than I have been able to indicate in the figure, where only one of the fibres is entirely drawn. By selecting a small and well isolated portion of the retinidium, it will be seen to consist of innumerable, equally large branches, which become continuous with each other in all directions to form an inextricable network of fibrillae (fig. 61). Although nearly perfect, isolated retinidia are often obtained, they are usually united into larger or smaller groups in such a manner that there can be no doubt that, at the extremity at least, the individual retinidia are connected with each other by fibrils, in the same manner as the various nerve branches of the same cell. The bases of the rods are reduced to slender stalks, separated from each other by clear spaces through which the nerve fibres of the colorless cells pass outwards to form a similar network of fibrillae which unite with those described above. In preparations of isolated cells, from whose rods the cuticular substance has not been dissolved, I have never been able to find retinophorae with rods at their outer end: the latter was always continued outwards as one, or several fibres, that soon divided up into smaller branches, and terminated in the same manner as those of the surrounding pigment cells. It is probable that the rods of the colorless cells are so inconsistant as to lose their shape when the surrounding cells are removed, or that they are dissolved in the processes of maceration. The retinidial layer of the cuticula does not entirely fill the cavity of the eye; it passes quite grad-

ually into a clear, nerveless, viscid fluid, which more than fills the remaining space and consequently projects somewhat over the pupil of the eye. This outer portion, often very irregularly shaped, is always harder than the inner part, or vitreous body (fig. 58). I have a series of sections, in which the surface of the vitreous body has become hardened into a lens shaped portion, situated over the opening of the eye, and almost entirely outside of it (fig. 58 *l*). This lens is conspicuous on account of the difference between its index of refraction and that of the vitreous body, and especially on account of the fact that its periphery alone stains deeply in haematoxylin. The vitreous body, the lens, and the retinidial layer, at the edge of the optic cup merge into each other, and by means of a gradual series of changes pass into the cuticula of the hypodermic cells surrounding the optic cup. The entire gelatinous mass, filling the cavity of the latter, may be reduced to a single, but highly modified, cuticular layer, in which the inner stratum, filled with the nervous fibres, constitutes the retinidial cuticula, while the vitreous body, and the irregular outer thickening, or lens, represent the corneal cuticula, homologous with the delicate corneal membrane in the compound eyes of Arca, as well as the corneal membrane of the invaginate forms. The retinidial layer is homologous with the similarly called layer in the invaginated eyes of *Arca*, or the retinidia taken collectively of the faceted eyes.

It is evident, therefore, that the colorless cells must be considered as essential elements of the retina, both morphologically and physiologically, even though, in the present instance, they play a relatively subordinate part; or rather it would be better to say that the pigmented cells, with their retinidia, have gained an unusual ascendency. This, however, is necessarily the case, owing to the small specialization of the retina, — the hypodermic characteristics of which are but slightly modified, — together with the equally poor functional development of the organ. In the phylogenetic development, accompanied by the specialization of certain cells in different directions and the acquisition of higher functional powers, it will be found that the colorless cells, with their retinidia, continue to gain the ascendency, until they constitute the essential and least variable elements, while the pigmented cells become more and more subordinate to secondary functions.

On the upper side of each tentacle of *Haliotis*, is a dark pigmented band, which, in the large head tentacle, is sunken into a furrow, in many places so deep that its lips may nearly close to form a tube. The floor of the furrow consists of thick, columnar cells filled with a

dark brown or black pigment. The cuticula is not especially developed; neither could any colorless cells be seen in the sections. The similarity of these pigmented bands with those on the sipho and mantle edge of the Lamellibranchiata is at once evident; whether the resemblance is more than a superficial one, and whether a similarity in function is also present, can only be shown by actual experiment.

It was Babuchin, who in 1866[1] published a paper which, for accuracy of observation, has hardly been excelled by subsequent authors favored with much better means of study. He fully recognized that the retina was composed of groups of pigmented cells, surrounding a central, colorless one with a large nucleus. He likewise appears to have seen the intercellular nerve fibres, but erroneously considered them to be foldings in the cell wall. Also the important facts, that the colorless cells were continuous at their inner ends with a single fibre, while the pigmented ones ended in four or five, did not escape his notice. As far as the structure of the retina is concerned, no new acquisitions have been made since his time, except to extend some of his observations to other genera. In the majority of cases, subsequent authors have failed to recognize certain essential facts which he seems to have fully appreciated.

Hensen failed to find in *Pterotrachea* the so-called colorless cells of Babuchin. He distinguished three kinds of cells, one of which, with the large, round nucleus, was probably one of the colorless cells in question, to whose surface, pigment was accidentally attached. One might likewise infer from his description, that the pigment cells were differentiated into two rows, as in *Arca*. His observations are not, however, sufficiently complete to determine with certainty whether his rods are formed by the combined products of the pigmented and colorless cells, or whether both bodies produce comparatively independent structures, as in *Haliotis*.

The researches of Simroth (30), are drawn out to an interminable length, and are accompanied by numerous careful drawings of histological rubbish, from which he has been unable to cull any new facts

---

[1] Up to this date the knowledge recorded concerning the structure of the retina is of such a rudimentary nature, that it will not be necessary for us to consider it.

or ideas, and indeed has failed to see what was so clearly pointed out for him in the much earlier work of Babuchin. In some inexplicable manner, he has attributed the omnipresent »Plättchenstructur« to the bodies of the colorless cells, while he has entirely overlooked the rods themselves.

Fraisse (36) considered that the colorless cells from the eyes of *Patella* and *Fissurella* (he failed to recognize them in *Haliotis*) act as supports for the pigmented cells; he also sees in them the organs which secrete the vitreous body and lens. This idea has taken firm root in the minds of subsequent authors, who have compared them with the gland cells found generally distributed in the Molluscan hypodermis. More recently, however, Hilger (40) has recognized that they play an important part in the formation of the rods.

That the colorless cells are something more than mere gland cells is sufficiently proved by the complex structure which I have shown that they possess, and the homology that may be pointed out between them and cells which undoubtedly play the most important roll in the more highly developed eyes of *Arca* and *Pecten*. Fraisse noticed the fibres in the lens, as he called it, and although, at first, he is in doubt whether to call them rods, he finally concludes that, in all probability, they are artificially produced by the coagulation of the lens. He believes, moreover, that the lens is first secreted by the support cells, and after it has gained a sufficient size the vitreous body is produced. It seems to me that he has reversed the order, and that the lens is simply a part of the vitreous body hardened by exposure to the water, as in *Haliotis*, or by coagulation, as in the closed eyes of *Fissurella*.

I, however, agree with him in considering the lens and vitreous body as cuticular structures, but cannot consider, as he does, that they are secreted by the colorless cells alone; the cuticular substance is rather a modification of the walls of both pigmented and colorless cells, and shows various degrees of density and of vitality, according as it is more or less intimately connected with the cells to which it owes its origin.

The »Stäbchenzellen« of Carrière are so named because they contain a colorless axis surrounded by pigment: the former he calls the rod, and the pigment cells, the rod cells, which he considers to be undoubtedly the essential elements of the retina. He adopts Fraisse's terminology, and considers with him that the colorless cells are secrete cells, homologous with those large gland cells found in the general hypodermis. The retinidial layer, he has overlooked, having confused

it with the vitreous body. His conception of an eye must be something altogether unique, for, after having described, in the eyes of *Patella*, the rods, which he erroneously considers as a vitreous body, and the retineum, — having the same structure as in other Mollusca, — he informs us that the organ in question is no eye at all, but simply a pigmented hollow in the epidermis! Then, immediately afterwards, he speaks of the pigmented cells as »Sinneszellen« or »Sehzellen«, and considers the thickened cuticula, secreted by the colorless cells, as being specially adapted to protect the very delicate ends of the rods. We should be pleased to know what a pigmented hollow, provided with a true retina, and containing delicate seeing cells, is, if it is not an eye. He evidently considers that these organs have too large an opening to be entitled to be called eyes, for he does not hesitate to apply that name to an exactly similar structure in *Haliotis*, the opening of which is of more modest dimensions! In the latter genus, he has mistaken the retinidial layer for the vitreous body, which, in his preparations, seems to have entirely disappeared, with the exception of the lens-like thickening covering the opening of the optic cup. The colorless elements are not secrete-cells, neither do the pigment cells contain any colorless axis which, when continued beyond the limits of the pigment, forms the rods. The fibres, supposed to be secreted by the colorless cells, instead of being simply formless cuticular secretions to be transformed into the vitreous body, are rods, similar to those of the pigment cells, and supplied in the same manner with nerve fibres.

Hilger, who has recently made a valuable contribution to our knowledge of the retina in various forms of Mollusca, has found that the colorless cells are generally, and probably universally present in the retineal layer. He has abandoned the old method of considering them as secrete, or support cells, and, recognizing the part they play in the construction of the rods, calls them the rod cells, although it is difficult to understand why, for, according to his figures, they contribute much less than the pigment cells to the composition of the rods. He has considered the retina of *Haliotis* in less detail than that of other forms with which I am unacquainted. I believe, however, that he is wrong in supposing that the rods of the several pigment cells, surrounding the prolongation of a central colorless one, unite to form a single rod. It seems to me much more probable that the same condition, — similar to that found in *Haliotis*, as regards the structure of the retinidial layer, — prevails throughout all the Mollusca with equally simple

forms of eyes; or, in other words, that the pigmented, as well as the colorless cells produce independent rods, whose nerve fibres unite to form one complex retinidial layer. His so-called »Stäbchenmantel« is composed of the rods of the pigment cells, while the axial portion is the rod of the colorless one. It is true, that the rods in the eye of *Haliotis* do not seem to have reached a very high degree of specialization, as compared with those of *Fissurella* and *Helix*, but this is a difference in degree not in kind; moreover it would be impossible to compare a rod, as described by HILGER, with any similar structure known. The sharp, diagrammatic outlines with which he separates the rods suggest that possibly the material was not prepared in the best manner. He is surely in error in saying that the pigment cells end in one or more nerve fibres, since they end abruptly in root-like fibres, resting upon the connective tissue membrane. The incorrectness of his conception, that the rods are formed by the united activities of the colorless and pigmented cells, is proved by the difficulties he encounters in attempting to compare these rods with those of Heteropods, as described by SCHULTZE: for in the latter case, they are formed simply by the retinophorae, the central nerve fibre of which constitutes the so-called axis of the rod; while in the former instance, the axis is not a single fibre, but the double rod of the retinophorae, the sheath being formed by the rods of the pigment cells: therefore, in the Heteropods, it is evident that the rods of the pigment cells have entirely disappeared, while those of the double colorless ones with the central nerve fibre, have increased proportionately. We have an exactly parallel case occurring in a single genus of Molluses; for in *Arca* the optic cups contain a retinidial layer, in which the rods of the pigment cells and the retinophorae play a nearly equal part, while, by a gradual series of transformations that may be followed step by step, a much higher type of visual organs is produced, in which the rods of the retinophorae, — or colorless cells, — are alone functional, while the pigmented ones have become subordinated to secondary purposes. It appears, from the description given by HENSEN of *Pterotrachea*, that the pigmented cells may be divided into two rows, as in the faceted eyes of *Arca*. It seems, therefore, that in the majority of Gasteropods, essentially the same condition found in *Haliotis* prevails in the structure of the retinidial layer, to which the pigmented, as well as the colorless cells contribute their more or less independent rods. In *Haliotis*, the ultimate fibrils of the retina terminalia have assumed no special direction; this, I believe, may be accounted for by the fact that no definite relation exists

between the course of the rods, arranged radiately around the wall of the optic cup, and the direction of the rays of light entering it. In the simpler forms of Molluscan eyes, the relation existing between the rods of the pigmented and colorless cells has not been determined, nor, whether, as I believe, the ultimate fibrillae of the rods assume a direction more and more at right angles to the rays of light which impinge upon them. It is, however, certain that in those more complex eyes, in which the amount and direction of light is regulated by accessory organs, as in *Pecten*, Heteropods and Cephalopods, the rods are best developed at that point where the greatest number of nearly parallel rays impinge upon the retina, and, also, that in these very rods the transverse fibrillae attain the most perfect uniformity of direction. In proportion as the accessory organs become more and more complete, and consequently the functional power of the eyes, the greater advantages possessed by the double rods and their central fibres for uniform and economic distribution of parallel, transverse fibres, are seized upon, and, in proportion as the double rods become more and more developed, those of the pigment cells decrease and finally disappear. Consequently one finds that, in the most specialized eyes, only the true retinophorae have retained their rods in which the distribution of the transverse fibrillae has reached the highest perfection.

Bütschli (41) finds reason to believe that the colorless cells are the essential ones, and hence doubts Grenacher's assertion that the colorless cells or »Limitanszellen« of the Cephalopod eye are not sensitive to light, and he would compare them with the colorless, sensitive cells in Gasteropods[1]. The reasoning is most fallaceous. It is perfectly well shown by the very article which he is discussing (Hilger's), that the pigmented, as well as the colorless cells contribute to form the rods, which are the homologues of the similarly named structures in all other eyes. It is equally evident that the so-called rods, and the cells which bear them, are the essential elements of the retina; hence it follows that the presence or absence of pigment cannot, in this case, serve at all as a criterion. Therefore, in attempting to discover the homology between the retinal elements of Cephalopods and Gastero-

[1] It does not appear as certain as it might, that the »Limitanszellen« do not contain any pigment. It would not be very surprising if the so-called »Sockel« of the retinal cells should turn out to be composed of several minute, pigment-bearing cells, and that the retinophorae, or retinal cells, were entirely colorless.

pods, it is simply necessary to know what are the rods, and by what cells they are produced, whether by the pigmented, or colorless ones, or by both. The presence or absence of pigment is a factor altogether too uncertain to be, alone, of any value; for, as I have shown in *Haliotis*, the double cells, or those which are usually colorless, may sometimes contain a small quantity of pigment, while in *Pecten* both elements are perfectly devoid of pigment. Still another factor must not be neglected, and that is that in the Cephalopods the pigment between the rods and around their axial nerve fibre is something entirely unique. The presence of pigment around the axial nerve fibre is of great theoretical importance, for, if pigment may be produced by a nerve fibre within the rod, there is no reason why the external fibres of the rod, arising from the limiting or ganglionic cells, may not also produce pigment. Moreover, the manner in which the axial nerve is protected from the light proves that it cannot be the percipient element, while, on the other hand, the access of light to the walls of the rods containing the retinidial cross fibrillae shows that there, as in other Mollusca, is the true seat of the light-sensitive elements.

Grenacher (39) inconsistently speaks of the half of each rod as a rhabdomere, which, according to his definition, should be the product of a single cell. The so-called rhabdoms found by Grenacher in the Cephalopods have absolutely no morphological signification. They are simply due to a deceptive, but economic arrangement, so that the broad sides of four different rods are adjacent to each other. The integrity of the individual rods, which are similar to those of *Pecten*, is in no wise affected by this arrangement. It is impossible to find any points of resemblance between such a rhabdom and that of any other animal. He has hastened to apply his name rhabdom to these accidental groups of rods, regardless of the consequences. When a person applies terms, necessarily restricted in meaning, to widely different objects, one is led to believe that there must be some resemblance between the objects in question, and possibly some morphological relationship. But in the present case (p. 251), he is neither able to find any resemblance between his rhabdoms in Cephalopods and Arthropods, nor is he willing to admit that any morphological value could be attached to such a resemblance, provided it existed.

Without further discussion of the views either of Grenacher or of Bütschli, I may be permitted to draw comparisons between the retina of Cephalopods and that of other Mollusca, based upon my own researches. The whole question hinges upon the nature of the so-called

»retinal cells«. They are homologous with the retinophorae of *Pecten* and other Mollusca (the colorless cells of Gasteropod eyes); this is sufficiently well shown by the presence of the axial nerve fibre, and the double nature of the rods. It should also be indicated by the presence of two nuclei, one of which GRENACHER has probably overlooked. The »Limitanszellen« are ganglionic cells exactly similar to, and homologous with, the ganglionic cells, especially those of the inner layer, of the eye of *Pecten*. Consequently they represent modified pigment cells of the hypodermis, and are homologous with the retinulae of the Gasteropod ommatidia. Their prolongations form the external, nervous network of the rods. The limiting membrane corresponds with the corneal layer of the cuticula, and probably protects loops of the axial fibre, similar to those of *Pecten*.

Chapter II. Crustacea and Insects.

Penaeus.

The great impetus that modern Zoological science has received from comparative anatomy, has not been due so much to more subtle or able comparisons, as to a more perfect knowledge of the structure of single forms. It would not be too much to say that a perfect acquaintance with the anatomy of a single, typical Arthropod eye, with its various stages of structural and functional development, would furnish us with a key to many of the most difficult problems concerning the comparative anatomy and phylogenetic development of the visual organs, not only in Arthropods, but in other Invertebrates, as well as Vertebrates. In proportion as our knowledge of individual forms is less perfect, or built upon false foundations, so will our deduction from these false premisses not merely be wrong in the same proportion, but exaggerated a thousand fold with every step, and finally entangle us in such a labyrinth of false deductions, that future progress would be well nigh impossible. We must expect a certain amount of structural uniformity in those organs which have to carry, by the same means, the same forms of energy to similar perceptive centres, and that the greatest uniformity should prevail in the most essential parts. My studies upon the nerve endings in the Mollusca have induced me to believe that a uniformity of structure prevails in the essential elements

of all eyes. How far that has proved true will be seen in the following pages. A mere accident led me to choose Arthropods as most convenient for testing this supposition. I entered upon this subject with that respect for the researches of GRENACHER (which have been so steadily gaining in general acceptancy since their publication) that one must feel for honest work, whenever brought in contact with it. But my first observations, conducted under other methods, raised suspicions that, at least in that case, GRENACHER'S explanations would not work, and against my desire I was drawn away from my intended course into a boundless field of observation, with the feeling that neither time, nor existing circumstances, would allow me to treat the subject in a satisfactory manner. The evidence against GRENACHER'S theory appeared so over-whelming, that I could not resist the temptation of making a few observations, with the double object of testing my own conception of the structure of the ommatidia, and of studying the nerve endings there. The limits of this paper would not allow me to carry my observations any farther in this direction, but I hope in the near future to extend them, in order, if possible, to clear up many difficulties, which I am at present unable to explain. They are difficulties, however, which lie in those places where the least satisfactory work has been done, and it is not improbable that they too will disappear, as I have seen others do, upon a more careful study. The favorable conditions, offered by the eyes of *Penaeus*, have been utilized in order to obtain as complete a knowledge as possible of one form, which might then serve as a type for comparison with the eyes of other genera.

In *Penaeus*, the cornea is divided into square facets, the outer surfaces of which show mere traces of convexity. Beneath a thin, structureless and refractive, outer layer, is a thicker, less dense, and laminated one (Pl. 31, fig. 69 c^2). Below the cornea is a thin, continuous layer — the corneal hypodermis — to which the corneal cuticula owes its origin. Each facet rests upon two flattened, oblong cells, reduced in the centre to a delicate membrane. In the thickened, abaxial edges, are the faint, oval nuclei, so arranged that those of the adjacent facets are situated near each other, on either side of the dividing line (Pl. 31, figs. 69 and 76). It is not difficult to obtain examples in which the entire ommatidial hypodermis has been removed, leaving the corneal layer intact, so that the number and arrangement of the nuclei, as shown in fig. 76, and the median division between the two cells may be easily observed. The delicate outlines of these very thin cells,

filled with granular protoplasm, are visible by contrast with the structureless, underlying cuticula. The division between each pair of cells is only indicated by a very faint line, while the cells belonging to neighboring facets are separated from each other by a clear, narrow space. In the centre of each facet, is a dark spot, or impression, from which a fine chitinous-like fibre often projects (fig. 75 *x*). One might easily overlook the nuclei of the cuticular cells, as they do not absorb coloring fluids to any great extent, neither have they a high index of refraction. They are usually oval, and perfectly homogeneous, often showing no trace whatever of that granular structure so characteristic of nuclei in general; but occasionally they are granular, and stain so deeply that there can be no doubt of their nuclear nature. By boiling a piece of the cuticula a short time in caustic potash, all the less resistant parts are dissolved, and the corneal facets alone left intact, their dark boundary lines being widened at the corners to form figures like those represented in the plate (fig. 75 *d.f.*). In the centre of each facet, is a small, round impression, usually the most striking one, while in the middle of each side, are similar markings looking like the ends of fine fibres, or the impressions where fibres had been attached. A series of extraordinarily faint, parallel lines, coinciding with the divisions between two corneal cells, separates each facet into halves. The impressions (fig. 75 *y*) indicate where the outer ends of the ommatidial cells were attached to the corneal membrane, which has at those points fused with the cuticula, upon which impressions of the ommatidial cells are thus produced, or fragments of their outer ends left hanging. When the treatment with caustic potash has been carried to excess, all markings disappear, except the contours of the facets.

Beneath the corneal cell layer is the infinitely thicker, ommateal hypodermis, composed of numerous ommatidia corresponding in number with the corneal facets. Each ommatidium consists of a conical group of 19 or 20 very long cells, each one of which extends from the corneal hypodermis to the basal membrane. They are arranged in four circles around a central axis, all the nuclei of each group being placed at the same niveau, in specially enlarged or pigmented portions, thus forming as many zones, at varying heights, as there are circles of cells. The innermost group consists of four colorless cells — the retinophorae — united to form an inverted pyramid, whose base abuts against the corneal hypodermis, while the apex rests upon the basal membrane. The bases of the pyramids are square, but, passing inward, the corners

become bevelled, thus giving to a cross section an octagonal outline (figs. 79 and 80). Still farther inward, the corners are rounded, giving rise to a tube, decreasing in diameter towards the inner end until it is reduced to a slender, hollow stalk — the style — which, enlarging rapidly, becomes transformed into a solid, pyramidal thickening — the pedicel; the latter rests upon the basal membrane by a delicate stalk, divided at its inner extremity into three legs, formed by the diverging ends of the four retinophorae, two of which have united. The rounded, outer ends of the retinophorae are provided with peculiar, protoplasmic thickenings in which the nuclei are situated (fig. 69 *n.rf.*). They may be seen in cross sections, but more easily in macerated pieces of cornea to which the ends of the retinophorae, with their nuclei, remain attached. The latter are coarsely granular, oval bodies in which there are vacuoles, often so large as to transform the nucleus into a mere shell (fig. 76). In these preparations, one finds an instructive variety of figures, giving an accurate idea of the relation of the various parts. When most of the cell substance has been removed, it is easy to see the four nuclei of the retinophorae, located at the four corners of the square, together with the two smaller nuclei of the corneal cells, situated at its sides (fig. 76). The protoplasm is often torn away from the centre of the square, leaving an irregular, round space of varying dimensions, from the middle of which projects quite a large fibre, often surrounded by a group of smaller ones (fig. 76).

Below the nuclei, the cells are filled with a mass of less consistent, finely granular protoplasm; then follow the conical, four cornered crystalline cones which are nearly half as long as the ommatidia themselves (fig. 73 *c.c.*). Each cone forms a square pyramid, the four quarters being produced by the thickened, axial walls of the retinophorae. Its outer end is quite firm and consistent, and is composed of a refractive, nearly homogeneous substance, which, towards the inner end, becomes softer and more granular, having at the apex a tendency to break up into fragments. Its diameter is only a trifle smaller than that of the calyx, which it almost completely fills, and with whose abaxial walls its faces are nearly parallel. Nearer the centre of the eye, almost at the inner end of the crystalline cone, the opposite halves of the calycal wall develop sickle-shaped, granular thickenings, which increase in size as the diameter of the retinophorae diminishes, so that the enclosed space becomes, at first, oval and, finally, round (figs. 80, 81 and 82 *x*). The narrowing apex of the pyramid,

formed by the four retinophorae, is finally reduced to a slender, tube-like stalk, or style, *st.*; during this process, the granular thickenings become again reduced to thin, structureless walls, which, farther on, are supplied with four, minute and refractive, inner ridges (figs. 81—84). As we progress still farther towards the basal membrane, the tube becomes square, the four ridges having developed into four rectangular thickenings, which nearly fill the central canal (fig. 84). Still the changes are not completed, for, farther on, the square tube becomes transformed into an oval one; two of the ridges at the ends of the small diameter constantly decrease in thickness, until that part of the wall is reduced to a thin membrane, while the remainder, surrounding the now circular opening, retains its original thickness (figs. 85—88). After a slight, final change, by which the tube with its central canal is increased in diameter, we have reached that expanded solid portion, or pedicel, usually spoken of as the rhabdom (figs. 93 and 72 *pd.*). The axial walls, in the middle of the four retinophorae, have disappeared: while the abaxial ones, having so completely fused with each other as to leave no trace of a former division, form a slender tube, the style.

In the pedicel, the abaxial walls have become so thick as to entirely obliterate the central canal, while the divisions between the four component segments are again visible (figs. 93—95). The base of the style expands suddenly, but gracefully, into the large, pyramidal, outer end of the pedicel, which, continued inward as a gradually narrowing oblong column, contracts, shortly before reaching the basal membrane, into the smaller, inverted pyramid, whose apex is drawn out into an extremely slender stalk (fig. 72 *st.pd.*). Near the basal membrane, the latter diverges into three legs composed of the attenuated, inner ends of the four retinophorae, two of which have united with each other. Each leg of the stalk is divided at its inner end into several fibres by which it is united to the basal membrane (figs. 72 and 108). This fact is of great importance, for it proves that the segments of the so-called rhabdom of Grenacher are not secretions of the retinulae, but the inner ends of the retinophorae (or crystalline cone cells of Grenacher), which terminate in the same root-like fibres, seen in nearly all hypodermic cells.

The complicated structure of the pedicels only became intelligible to me after the study of wax figures, which I was obliged to construct, provided with lines similar to those of the pedicels, and which were

combined with each other, until imaginary sections gave approximately the same figures seen in actual cross sections of the pedicels.

The pedicel is a columnar, hyaline body, capped at each end with a pyramid. Just before the style is transformed into the pedicel, it is seen to be composed of a number of pieces which gradually grow shorter and shorter, until they are converted into a number of very thin plates constituting the outer pyramid of the pedicel. The plates, however, again increase in thickness, until, at the opposite end, they are again converted into blocks, 10 or 12 times as thick as the outer lamellae (figs. 72 and 74). The pedicel is oblong in section, and for convenience we shall speak of the long and short diameters as the primary and secondary axes, and the line coinciding with the axial nerve as the median, or optic axis, either of the pedicel, or ommatidium. The plates are of two kinds, alternating with each other: primary ones, composed of fibres, or marked with lines parallel to the primary, or long axis; and secondary plates of the same composition, but with the lines at right angles to those of the first, or parallel to the secondary axis.

The primary plates are lamellae which have been reduced to thin membranes along the secondary axis, while the two extremities have been transformed into oval, or diamond-shaped figures, the short diameters of which are equal to the original thickness of the plate (fig. 103).

The secondary plates are lamellae which retain their original thickness along the secondary axis, as well as along the faces forming the broad wall of the pedicel, while the ends are hollowed to receive the oval ends of the primary plates (fig. 104).

In a median longitudinal section (fig. 72), it will be seen that both kinds of plates are thinnest and most numerous at the outer end of the pedicel; toward the inner end, however, they increase in thickness, especially the secondary ones. The latter, figs. 104 and 105, may be regarded as compound, each one being composed of eight pieces. The zigzag line divides the plate into two, while the two double wedges of each half are again divided, by a horizontal plane passing through the middle of each plate, into four pieces.

I am inclined to think that, in the living condition, these plates form sharp-lined and geometrical figures, but in sections, or macerated preparations, they are usually somewhat rounded.

Each one of the primary plates is, at one end, indented by a fold of the scalloped retinula (figs. 72 and 93, *1*).

Surrounding the retinophorae, are seven, oddly shaped retinulae,

four of which are nearly black, while the remaining three are filled with light brown pigment. They attain their greatest size at the base of the style, where the nearly spherical nuclei are situated. The inner ends are reduced to narrow bands, closely applied to, and surrounding, in irregular order, the pedicel. The nuclei, and consequently the most expanded parts of the cells, are situated at different levels so that, in a series of cross sections, one first sees, in the outer ones, the nuclei of the three brown pigment cells, all placed on one side of the style, the nuclei of the large median cell being the first to appear (figs. 74. 89 and 90). These three cells (*1*, *2*, *3*) then become greatly reduced in size, while the outer ends of the two black ones (*6*, *7*) gain the ascendency; their axial walls are compressed to thin edges resting upon the style, while, near the expanded abaxial faces, are situated the nuclei (figs. 91 and 92). In the next sections, cells (*6* and *7*) have nearly disappeared and the nuclei of the similarly shaped ones (5 and *7*) appear (fig. 92). The relation of these cells is represented in a somewhat diagrammatic way in fig. 74.

In the following sections, the uniformity in size and pigmentation of the cells becomes gradually established, but they may still be easily recognized by their arrangement. In nearly all the figures, consecutive sections of the ommatidia, as well as of the same cells, are placed in the same direction, and uniformly lettered. In the largest portion of the pedicels (which are much more closely arranged than is represented in fig. 93), one may occasionally notice that the three cells of one half of the pedicel are thinner and contain less pigment, than the four of the other half. The arrangement shown in fig. 93 is very constant and characteristic, deviations from it being rare and of little importance. In following the sections still farther towards the basal membrane, the pedicel is seen to be less oblong and finally nearly round, while the retinulae, which have become proportionally larger, still afford the means of determining, by their shape and arrangement, the direction of the secondary axes of the pedicel (figs. 93—96). The latter is finally reduced to an extremely fine, and almost indistinguishable, central chord, completely enveloped in the seven retinulae, which, in the following sections, combine to form a butterfly-shaped figure, where the four black cells form the wings, and the other three, the body and tail (figs. 99—100). The median one (figs. 97—100, *1*), at this point, much exceeds its two neighboring cells in size, a fact which, later on, furnishes us with the means of determining their arrangement upon the basal membrane.

The outer parts of the retinulae seem to terminate with the knob-like swellings containing the nuclei; but this is, in reality, not so, for they are continued outwards as extremely delicate membranes, similar to those already described for the retinulae of *Arca*. At the base of the style, and especially at that point where it becomes continuous with the pedicel, the membrane is so closely applied to the former that it is with difficulty observed (figs. 83 and 84); but farther toward the exterior, the united terminal membranes of each group of retinulae form a delicate sheath loosely surrounding the style, from which it is often separated by a clear and narrow area. As the styles expand into the closely packed, octagonal calyces, it is no longer possible to distinguish the sheath, between the adjacent walls of the former, which are so closely placed that their walls have apparently fused to form one line. But the smaller faces of the calyces enclose quadrilateral areas, left for the passage of other elements, and in each of them a delicate membranous tube may be distinguished (figs. 79—81 *rt.s.*).

From theoretical considerations, it is probable that continuations of the membrane exist between the walls of the calyces, but are invisible for reasons already suggested. It is also probable that the sac-like membrane, in the open spaces between the calyces, is formed by the fusion of parts of four adjacent sheaths, producing the closed tubes seen in cross section (figs. 79—81), and which would, accordingly, consist of parts of the terminal membranes of seven retinulae, belonging to four different ommatidia. This fact will become more intelligible when we consider the outer ends of the membranes and their arrangement around the ommatidia.

Just beneath the inner edge of the pigmented band (fig. 69 *pg.c.*), the square spaces have attained their greatest size, and it is here that the circular membrane is most clearly seen (fig. 79 *rt.s.*): beyond this point, towards the exterior, the spaces become completely filled with the pigmented cells, and it is then a matter of the greatest difficulty to distinguish the membranous sheath in cross section. In the following sections, through that part of the ommatidium between the pigmented band and the corneal facets, the sheath may once more be distinguished, in the same form as before. Drawings of the sections have not been given, since the relation of the parts is sufficiently well represented in those macerated specimens, in which the outer ends of the retinophorae and various portions of the surrounding pigment cells, as well as the sheath of the calyx, remain attached to the inner surface of the cornea (figs. 76 and 77). In such preparations, all combinations of the above

mentioned parts, in various degrees of clearness, are to be found, and by studying them, one may arrive at a tolerably complete conception of the existing conditions. In fig. 76, is represented a surface view of the corneal facets with the hypodermis and inner ends of the ommatidia still attached. Those portions of the calycal sheath which, by the fusion of corresponding parts from adjacent ommatidia, form the membranous tubes at the corners of the squares (fig. 76 *rt.s.*) — are exactly similar to those seen in the deeper parts of the eye. Here we have the evidence for the above made assertion that each tube is composed of parts of the membranous ends of seven retinulae belonging to four different ommatidia; for one may see that, as the tube approaches the facets, its walls thicken, and, when it finally abuts against the corneal membrane, are resolved into seven hyaline thickenings, so arranged as to form the regular, four-armed figures shown in the drawing (fig. 76, *I* and fig. 77). By careful examination of many specimens, some of which have been treated with caustic potash, a series of forms may be found, varying from those in which the tubular membrane projects some distance away from the cornea, to those having four arms extending outwards as thin membranes (fig. 77 *rt.s.*), and still others, in which these radiating membranes have become so extended as to be continuous with corresponding ones from adjacent tubes. In those treated with caustic potash, all the more delicate membranes are dissolved, their thickened extremities alone remaining. One then sees that the centre of the tubes is reduced to a small opening, while each of the radiating membranes has resolved itself into two, doubly wedge-shaped thickenings, seven or eight of which are arranged (fig. 77 *IV*) around a point which lies directly beneath a place where the corners of four adjacent facets touch each other. Of these eight radiating thickenings, two in each group always face the same square, and — since they unite with those forming the remaining sides of the same — the central retinophorae are completely and immediately surrounded by the outer ends of the retinulae, *1*—*7*, thus justifying our conclusion that, morphologically, the latter are the most intimately connected with the retinophorae. It has been said that the ends of seven retinulae constitute one of the four-armed figures described above, and, if this is so, it is evident that one of the pairs, and in fact a pair separated by an open angle (as e. g. s^1 and s^2, *II*, fig. 77), must be formed, not by two pieces, but by one only. Although it is not difficult under favorable circumstances to observe the dividing spaces between the segments, yet it is by no means easy to determine satisfactorily, whether two of the pieces in each group are fused to

form one, as necessarily should be the case provided these figures are formed by the ends of seven retinulae. There is, however, one other supposition possible, and that is that the median, scalloped retinula (*1*) is really a double cell, a not improbable condition when we consider its large size, its median position compared with the paired arrangement of the two opposite ones, and its peculiar shape, which probably is connected with the performance of some special function differing from that of the other retinulae. This supposition would be changed almost to a certainty, if it could be shown that, for each ommatidium, there were eight segments in the tubes instead of seven. But as I have said the difficulties in the way of accurate observation were too great for the decision of this question.

The seven retinulae surrounding the pedicel are divided into two groups composed of four black and three brown cells. The median one of the three latter is remarkable on account of its greater size, and peculiar shape. At the beginning of the laminated structure of the pedicel, the axial wall of this cell becomes scalloped, each fold projecting into the end of a primary plate (fig. 72). I can form no conjecture as to the meaning of this remarkable structure. If my memory does not fail me, the same condition prevails in *Galathea*. The structure was then unknown to me, and I failed to give sufficient attention to, or to make a note of it.

The pigmented collar of the retinophorae is formed by a third circle of four cells arranged in two pairs, the darker ones forming the inner, and the lighter ones the outer circle of the collar. Each one of the inner cells is triangular in shape, the apex being directed outwards, and the thickened base inwards. Both halves of the cell are likewise triangular, but lie in planes at right angles to each other, the line of union being thickened to form a deeply pigmented ridge (fig. 69), smallest anteriorly, and increasing in size posteriorly, until it is continued beyond the base of the cell as a pigmented rod (fig. 78), which, after losing its pigment, is continued still farther inward, to the basal membrane, as a slender, colorless rod, or bacillus (figs. 79—100, *bc*). In cross sections of the collar, the halves of the pigment cells are seen to diminish in thickness at their edges, so that at the intermediate corners there is hardly any pigment at all; but the calyces are so closely packed that the thickest part of one pigment cell lies against the thinnest part of the other, the result being that each calyx seems to be surrounded by a uniformly thick band of pigment, which is better developed toward the inner edge of the collar than in the opposite direction.

The outer circle of collar cells has the same shape as the inner, but its arrangement is different, since here the bases and thickest parts of the triangles are turned outwards instead of inwards (fig. 69). The four cells of the collar are so arranged that the triangular spaces, left between the two inner cells, are exactly filled by the two outer ones, thus forming a continuous, pigmented band around the calyx. The outer edges of the cells contain, instead of pigment, a mass of refractive granules, which in transmitted light appear nearly colorless, but in reflected light are of a faint yellowish-white color, and perfectly opaque. The granules produce the same effect as those to be described in the cells at the bases of the ommatidia.

The collar cells are continued, as four delicate fibres, outwards to the surface of the ommatidium where they produce four minute impressions at each corner of a corneal facet, or, in case the ends of the retinulae have remained undisturbed, they are seen as four fibres in the centre of each tube (fig. 76). It may be well to call attention here to the uncertainty of obtaining these impressions, for in many instances, I have seen no trace of them; this is due, I think, to the fact that the inner chitinous layer of which the cornea is composed may be removed, and, consequently, all trace of the delicate impressions be lost. In cross section through any part of the calyx, the bacilli of the collar cells, of which those belonging to the inner row are the largest, may constantly be seen at their respective corners (fig. 79—81 *bc.*), an arrangement maintained as far as the outer ends of the style, when the smaller bacilli gradually change their position until each is united with one of the larger ones, which have meantime retained the same direction, in order to form two pairs, one on each side of the style (figs. 81 and 82). On the level of the calyces, the bacilli are situated within the membranous tubes formed by the ends of the retinulae (fig. 71—81). In passing between the pedicels, they are continued along the median line of their broader sides, between the paired lateral cells (*2, 4* and *3, 5*).

Just before the basal membrane is reached, the two pairs of bacilli approach each other at that side of the pedicel opposite the median, scalloped cell, and there become fastened to the diagonal bar of the basal membrane squares, by means of the characteristic, root-like fibres (figs. 99, 101 and 110 bc^1 and bc^2). A much better idea of the bacilli, or cell stalks (which only differ in the amount of development from those of the outer row of cover cells in *Arca*, or the inner ends of the pigment cells in the retina of *Haliotis*), may be obtained by studying macerated preparations, in which the entire bacilli are isolated. In such cases they are

seen to be elongated, hyaline fibres, with node-like swellings at various intervals (fig. 111). These bacilli, unless the position and arrangement had been accurately determined, might be mistaken for the so-called rhabdom of GRENACHER, for which in the present instance we have absolutely no equivalent. That no doubt as to the nature of the rods can for a moment be entertained, is shown by their root-like, characteristic ends, and the ease with which, in cross, or longitudinal sections, as well as in macerated preparations, one may demonstrate their continuity with the pigment cells at the outer ends of the ommatidia. Moreover the size of these rods is so great that they form one of the most prominent, as well as easily understood objects in macerated preparations; they furnish us with a striking proof of the accuracy of previous studies upon this subject, which have failed to reveal the presence of such prominent and simple structures! This cannot be due to a difference in the species studied since, in all other Crustacea, as well as in several types of Insect eyes, I have found that the bacilli play an equally important part.

In the spaces between the diminished inner ends of the ommatidia, is a third group of cells, the boundaries of which cannot be distinguished, and therefore it is difficult to determine the number belonging to each ommatidium. The nuclei are arranged at various niveaux around the inner ends of the pedicels, seldom far removed from the basal membrane (fig. 73 *y*). The protoplasm of these cells forms a thick sheath around the inner ends of the retinulae, and completely fills the intervening spaces. These cells contain a mass of yellowish, fat-like crystals which, by reflected light, appear perfectly white and opaque, forming, along the inner surface of the ommateum, a narrow and intensely white band, perfectly visible to the naked eye. The crystals, which are very similar to those formed by certain fats, are insoluble in absolute alcohol, clove oil, creosote, chloroform, or ether. But a very dilute solution of caustic potash dissolves them at once, with the formation of a purple solution. I thought, at first, that the color came from dissolved pigment, but soon found that that was not the case, for, after a short time, it was noticed that the formation of the purple solution, instantly produced by the addition of very weak caustic potash, issued only from those parts where the crystals were situated, and further, that in a short time all the white crystals had disappeared, while the pigment remained unaffected. Moreover the latter was only dissolved by subsequent treatment with much stronger caustic potash, then producing a brown, instead of a purple solution. As already remarked, there is a smaller deposit

of similar crystals in the outer ring of the pigmented collar of the calyx. On observing these crystals under the microscope, I unconsciously recalled to mind similar crystals, so commonly found in embryo insects, and which in *Blatta* I considered to be crystals of uric acid. Whether there is more than a superficial resemblance between the two substances or not, I was unable to determine. When treated with caustic potash, one often sees, in the spaces between adjacent corneal facets, four groups of fibres, or impressions of the same (fig. 75 *y*). They are probably the outer ends of the basal cells just described, although I have been unable to trace any connection between the structures in question. This supposition, if correct, would fix the number of these cells at four, a number which agrees very well with that which appears to be present.

The basal membrane in *Penaeus* has reached an extremely high stage of complication, and supplies us with facts which lead to very valuable results; at the same time, it may serve as a type, from which similar structures in other genera will probably not vary greatly. Our knowledge of the so-called basal membrane may be summarized in the oft repeated statement that it is a membrane provided with holes for the passage of nerve fibres (the »durchlöcherte« membrane of the Germans). No attempt to determine the relation between the holes of the membranes and the superimposed ommatidia has yet been made. The fact, that only in this manner one can obtain a definite knowledge of the innervation of the ommatidium, and, at the same time, valuable facts concerning their general morphology, has led me to consider this subject in some detail. The facts have been obtained in two ways; by tangential sections, and by isolating the membrane by means of maceration. In both cases it is necessary to dissolve the innumerable, fat-like crystals, described above, with dilute caustic potash.

We will consider first, the structure of the membrane, second, the arrangement of the ommateal cells upon it, and, third, the bundles of nerve fibres by which it is penetrated.

The basal membrane consists of a mass of connective tissue fibres, in certain places so compactly fused as to form hyaline, and apparently structureless masses, connected with each other by a network of fine fibres. Their shape is nearly that of regular Greek crosses, the inner surface being smooth and compact in structure (fig. 107), — while toward the outer surface their fibrous nature is more clearly seen. The general shape and combination of the crosses which form the membrane cannot be better described than by referring to the drawings (figs. 106, 108 and 110). Throughout the entire membrane, the arrangement and direction

of the pieces is precisely the same. The inner faces of the arms of the crosses are continuous with each other by means of a delicate hyaline membrane (fig. 107), while the faces directed towards the enclosed squares are united by a series of fibres extending from the inner to the outer surfaces of the crosses. From the centre of the inner surface of each cross, a group of fibres projects inwards, and unites with the connective tissue cells underlying the basal membrane (fig. 107, *c. t.f.*). The enclosed squares are bridged by a bundle of diagonal fibres (figs. 106 and 110) which begin at the inner corner of the squares, as a single, round bar, and, after breaking up into two brush-like bundles, extend outwards to the opposite corner, there becoming attached along the four lines *a*, *b*, *c*, *d* (fig. 110). These diagonal fibres, which maintain the same direction in all the squares, are of service in orienting the arrangement of the ommatidial cells upon the membrane. For convenience, we will call the vertical plane passing through these fibres the diagonal plane of the eye; it coincides also with the long diameter of the pedicel, but its relation to the body, I have not determined. The inner openings of the squares are not rectangular, but rounded, and reduced in size by the formation of a circular membrane, thickest at the corners. If now, we study a series of very thin, cross sections of the inner ends of the ommatidia, we shall be able to determine the position that each cell occupies upon the basal membrane. Beyond the base of the pedicel, and after the retinulae have formed the butterfly-shaped figure around the central and almost imperceptible stalk (figs. 99 and 100), the retinulae suddenly separate, and the central thread, increasing in size, soon dissolves into two groups of fibres (figs. 106 and 110 *rf.*), which become attached to the inner surface of the cross. One group is formed of two separate bundles, while the other is apparently composed of two similar ones, so closely placed as to form one figure, the configuration of which still indicates its dual composition. These four bundles, — of which one may discern the impression upon the crosses in macerated specimens, — are the four inner ends of the retinophorae, and the fibres are their root-like terminations.

If one follows the retinulae in the same manner, it will be seen that after the separation indicated in (fig. 101), the four cells, *4*, *6*, *5*, *7*, unite to form two pairs, each one of which occupies one angle of the cross, on opposite sides of the diagonal plane (fig. 106). The three remaining retinulae occupy that intervening angle from which the diagonal bar arises, so that two cells are placed on one side of it, and the remaining

one on the other. The bases of all seven retinulae rest upon the thickenings of the circular membrane filling the inner corners of the enclosed squares (fig. 110). It now remains to indicate the position occupied by the inner ends of the four bacilli belonging to the cells constituting the pigmented collar of the calyx. We have seen that, on a level with the pedicel, they formed two pairs arranged on either side of its broad face, between the black retinulae on the one hand, and the brown on the other (figs. 89—93). After passing the pedicels, the bacilli come to lie outside of the cell group formed by the narrowed, inner ends of the ommatidia (figs. 95—100), and still nearer the basal membrane they approach each other until finally, they end, in the characteristic manner, on the stronger inner fibres of the diagonal bundles, in the angle opposite that occupied by the three brown retinulae *1*, *2*, *3* (figs. 106 and 110).

No traces of the inner ends of the basal cells have been found. A diagram, representing these conditions, and lettered to correspond with those of the sections at other niveaux, will make this rather confusing series of changes more comprehensible. Thus we see that each connective tissue cross of the basal membrane furnishes the support for a single ommatidium, and that both these structures correspond in number. Moreover, that the distribution of the various circles of cells around their respective centres is determined by certain planes of division, the resulting arrangement being identical in all the units and in all the parts of the eye.

A knowledge of the basal membrane and of the arrangement of the cells upon it has prepared the way for a comprehension of the distribution of nerve fibres to the cells of the ommatidia. In longitudinal sections, one can easily see that a single, large, pigmented bundle of nerve fibres passes to each of the openings leading into the square spaces enclosed by the neighboring crosses: just before reaching the latter, it breaks up into four, smaller branches going to the four corners of the square. Each of these branches divides again into still smaller ones, which ascend along the inner ends of the cells; the number of bundles for each corner corresponds with the number of cells there. Thus each of the eleven cells, whose ends rest in the corners of the squares, is supplied with a small bundle of pigmented nerve fibres, all of which have arisen from a single branch. But it will be seen, by consulting the diagram, that the eleven nerve bundles of each square belong to four different ommatidia. It is also evident, that the eleven pigmented cells of each ommatidium rest in the corners of four different squares, and therefore must receive their nerve fibres from four

different, main bundles. Besides the bundles of pigmented fibres, there are likewise four colorless ones, which, arising from as many main branches, ascend the four angles of the cross and extend along the outer surface of the four retinophorae (fig. 110 *n.f.*). Lastly, a single, minute, colorless branch enters the base of the cross just below the origin of the diagonal bar (fig. 108), and, describing a gentle curve, issues from the centre of the opposite surface, to be continued straight upward between the four retinophorae as the axial nerve fibre of the ommatidium. In macerated specimens, one may see, in the centre of the cross, the minute canal, from the round opening of which a small nerve fibre often projects. On the inner surface of the membrane, the canal opens into a triangular depression, situated on the very edge of the cross, at the apex of the angle formed by the two sides (fig. 107 *c.ax.f.*). On consulting the diagram (fig. 108), it will be seen that the axial nerve fibre comes from the left hand bundle, as does also a group of fibres for the outside of one of the four retinophorae, the remaining three of which are supplied from the three surrounding squares; consequently the retinophorae are provided externally with nerve fibres from four main branches passing through four different squares. The retinulae of each ommatidium are similarly supplied from three different branches, while the four bacilli of the pigment cells receive their nervous supply from one and the same bundle. The diagrammatic figure (fig. 108), represents a longitudinal section of the basal membrane, fig. 106, a tangential section of the same, and finally, fig. 109, sections through one of the nerve bundles just beneath the basal membrane; they are supposed to represent the cells of the same ommatidium with their nerve fibres, and consequently are designated with corresponding letters and figures, easily understood by referring to the explanation of plates. Thus, although the ommatidia, basal membrane crosses, and enclosed squares, as well as the principal nerve bundles, coincide in number, each ommatidium is supplied with nerve fibres from four different bundles, or, conversely, each main bundle, instead of supplying a corresponding ommatidium, divides into sixteen groups which supply the cells of four different ommatidia.

In macerated specimens, it is not a difficult matter to follow the nerve fibres of each cell along its entire length. One always finds several fine fibres twisted about the bacilli, on account of their greater size, more easily seen at the inner ends, where they may be observed in cross sections, or in the isolated cells (fig. 111). They may be

followed out to the pigmented ends where, on account of their excessive fineness, they disappear. The nerve fibres of the retinulae cling closely to the wall of the cell, which they follow as far as the nucleated portion, where they become confused with those of the outer wall of the retinophorae. Those of the latter are the most important, and may be traced along the outer walls of the retinophorae, surrounding the style and pedicel with a number of longitudinal fibres continued outward over the surface of the calyx (fig. 71 *ex.n.f.*). The axial nerve extends from the base of the retinophorae, through the pedicel and the central canal of the style (figs. 70 *ax.f.*), into the calyx, between the four segments of the crystalline cone. In cross section, it is most easily seen at either end of the pedicel (fig. 94—96), or in the lower parts of the calyx. The conditions for the study of the ramifications of the axial fibres to form the retinidium in *Penaeus* are not favorable, and therefore my observations in this respect are not as complete as I desired. Still, one may see enough to be convinced that the same principle prevails here as in *Mantis*. Those parts of the calyx, not occupied by the crystalline cone, or by the lateral thickenings, seem to have been filled with a fluid, in which probably existed a network of nervous fibrils, similar to those forming the retinidium in *Arca* and *Haliotis*. One may find positive evidence of it, however, in the fact that the lateral thickenings are marked with extremely fine, and nearly straight, cross lines, which I consider to be parts of the retinidium, better preserved by being imbedded in the more compact substance of the lateral thickenings. Moreover, in the softer portions of the crystalline cone, the same structure may be seen (fig. 79 and 80). It is therefore probable that the whole space enclosed by the outer walls of the four retinophorae, or the cavity of the calyx, is filled with a mass of radiating nerve fibres, which are better preserved in those places where the substance filling the calyx has hardened to form the lateral thickenings, or the centrally placed crystalline cones. It is also probable, from theoretical considerations, that the system of superficial fibres, distributed over the wall of the calyx, communicates with the cross branches from the axial nerve, just as in *Pecten* and *Arca*. In the outer ends of the crystalline cone, in that part which is densest and most hyaline, I have not been able to observe anything like cross lines or fibres.

Galathea, Palaemon and Pagurus.

After completing my observations upon Penaeus, I desired to make similar studies upon typical genera from the various families of Crus-

tacea, but neither time, nor the limits of this paper (already longer than I originally intended), have allowed me to carry out the plan. Still, I have made a number of observations upon the eyes of the above named genera, concerning the most important points I desired to illustrate, and which, although by no means so complete as those upon *Penaeus*, still, as far as they go, fully confirm what I have already described for that genus. A more complete description of the ommatidia will be reserved for some future time.

In all three genera, one may easily demonstrate the presence of the corneal hypodermis, the general characters of which differ but little from those of *Penaeus*. In both *Palaemon* and *Pagurus* there are two peripherally placed nuclei for each quadrilateral facet (Pl. 31, fig. 115 *n.c.h.*). In *Galathea*, however, there is a remarkable modification of these cells to form, for each ommatidium, an iris with a slit-like contractile opening, the walls of which may be expanded by means of radiating, contractile fibres, attached to the periphery of the cells (Pl. 31, fig. 114). The iris is formed of the two corneal hypodermic cells, the very indistinct nuclei of which are situated so close together, that they often appear like a single oval body, placed exactly over the centre of the hexagonal facets, instead of on the periphery. The cell protoplasm is thickened into two opaque, triangular curtains enclosing a clear, slit-like space, in the centre of which are situated the two nuclei. When the closed iris is observed from below, in surface preparations, one sees simply the thickened edge of the adjacent cell walls enclosing a very narrow, central space. In an open iris, prepared in the same manner, the free edge of the triangular curtain, which otherwise projects inwards between the slightly expanded outer ends of the retinophorae, is seen to have been drawn towards the periphery of the cell, thus enlarging the central opening, or pupil, and also affording a better view of the shape of the curtain (fig. 114 *cu.*) ; the latter is composed of a granular protoplasm, filled with what appear to be vacuoles of varying size. The edge of the curtain is continuous with many fine, radiating, protoplasmic fibres, which, at their opposite extremities, unite with a thickened, peripheral ring of protoplasm, *x*.

In surface preparations, made as described for *Penaeus*, the iris of each facet may be seen in various stages of expansion and contraction. The two nuclei, placed in the centre of the opening, are extremely transparent and refractive, and these facts together whit their lenticular shape might lead one to consider them as minute lenses. The curtain of the iris, in the living condition, is probably filled with fat globules,

which, being readily soluble in alcohol, produce the vacuolated appearance described above; they would tend to make that part of the iris opaque, thus facilitating its function of modifying the intensity of the light.

In *Galathea*, as well as in *Pagurus* and *Palaemon*, I have succeeded in isolating, by maceration, the style of the retinophorae, which was continuous, at one end, with the four segments of the calyx, and, at the other, with the four rows of plates constituting the pedicel. In the centre of the style, the four hyaline stalks of the retinophorae are inseparably united to form, as in *Penaeus*, a tube, which near the pedicel has again the tendency to divide into four segments (fig. 117, Pl. 31). There can be no doubt that the calyx, style and pedicel (or the Krystallkegelzellen and rhabdoms of GRENACHER), are continuous parts of the four retinophorae, a fact that is fatal to GRENACHER's theory that the Krystallkegelzellen (or what corresponds to my calyx of the retinophorae) are homologous with the cells of the vitreous body in Spiders and Myriapods. There are besides several other insurmountable objections to this theory, rendering it no longer tenable. The real homologues of the vitreous cells of Myriapods, Spiders and Hexapod ocelli, are those of the corneal hypodermis, which I have been able to detect in all the genera that I have examined, and which without doubt must be considered to be universally present!

For example, I have found the corneal hypodermis present in *Musca*, *Mantis*, *Branchipus*, *Penaeus*, *Palaemon*, *Pagurus* and *Galathea*.

The number of the retinulae in *Palaemon*, *Galathea*, and *Pagurus* is seven, the same as in *Penaeus*, but the nucleated portions, instead of being situated close to the inner end of the style, are extended outwards as far as the neck of the calyx. The four outer pigment cells form a dense black circle, just above the former, and are continued outwards toward the cornea, as well as in the opposite direction, as slender pigmented rods, which in the latter case become reduced to the colorless and hyaline bacilli, and are continued, as such, up to the basal membrane.

The calyx of *Galathea* is very favorable for the study of the nerve fibrillae which there form the retinidium. For this purpose, I have prepared the cells by the same method used to dissolve the cuticular substance of the rods in *Haliotis*. It also gave very good results here, but did not dissolve the crystalline cone. In such preparations, one could follow the external, longitudinal nerve fibres surrounding the style, as well as the central, axial fibres (Pl. 31, figs. 131 and 132) up

to the calyx, where the former became continued into the centre of the crystalline cone, while the latter, spreading out over the wall of the calyx, form a complete network of nerve fibrillae: the latter branch, in pretty regular order, at right angles from the larger longitudinal ones, and then unite to form a continuous network of superficial fibres (figs. 129 and 130).

One finds in *Galathea* the same abaxial thickenings, (four), of the calycal wall, as in *Penaeus*, and can readily distinguish in them the cross fibrillae, which have exactly the same appearance as those in the rods of *Pecten*. In cross sections, it can, in some cases, be seen where these fibres are continued across the cavity of the calyx to the crystalline cone. It is extremely difficult to prepare the crystalline cone in such a manner that the radiating cross striae can be seen. In some cases, the cones remain perfectly transparent and apparently structureless; in others, one may succeed in detecting the striae, especially towards the inner ends of the cones, which there appear to be less dense. In *Pagurus*, however, I have succeeded in obtaining the clearest insight into the structure of the crystalline cones. Here they are less hyaline, and the striae may be seen without special difficulty.

In all these genera the pedicels are composed of two sets of plates, the fibres in one of which are at right angles to those of the other. The plates themselves appear to fit into each other in the same manner as those of *Penaeus*.

In the last named genus, the division of the corneal facets into halves, produced by the impression of the two underlying cells, was so faintly marked that one might be tempted to doubt its meaning, if, in other cases, there did not exist such positive evidence to the contrary. In *Galathea*, the division of the facets is so plain, and corresponds so exactly with the outlines of the corneal cells, that there can be no doubt that the latter, and not the Krystallkegelzellen, as Grenacher believes, give rise to the facets of the cornea. Indeed I have observed two instances in which a facet was composed of two perfectly distinct parts, each one of which corresponded with the underlying corneal cells (Pl. 31, fig. 116, *a*). In fig. 114, the divisions are represented as extending from one angle of the facet to the opposite one. This however is very exceptional, for in by far the majority of cases it extends from the middle of one wall, to a corresponding point in the opposite one (fig. 116). This line of division, whatever its direction may be, compared with the periphery of the facets, always lies directly over the adjacent, median walls of the two corneal cells.

Branchipus and Orchestia.

I have had the pleasure of examining some well preserved eyes of *Branchipus Grubii*, prepared during my stay in Leipzig. The four nuclei of the retinophorae are located at the outer ends of the cells, over which they form a kind of cap, situated in a thickening similar to that found in a corresponding position in the eye of *Penaeus*. The corneal hypodermis is well developed and consists of a layer of indefinitely arranged cells upon the inner surface of the unfaceted cornea. The style of the retinophorae forms a spindle-shaped tube, largest near the outer ends of the retinulae, and decreasing in diameter towards either extremity; the outer end becomes directly continuous with the calyx, while the slender inner one rests upon the basal membrane. The tube, within which may be seen the axial nerve fibre, is laterally flattened, the two narrow walls being much thicker than the broad ones. The cross nerve fibres within the calyx, together with the superficial ones upon the walls of the same, may be seen here just the same as in *Galathea*, *Penaeus* etc. from which they do not differ to any noticeable extent. The four lateral thickenings seen in the calyx of *Galathea*, and the outer row of pigmented cover cells (and of course the bacilli, or their stalk-like ends), are absent in *Branchipus*.

In *Orchestia*, I have also seen in macerated specimens the same nervous network upon the surface of the calyx, although I was unable to detect cross striae in the crystalline cones. Along the wall of the calyx, which is almost completely filled by the crystalline cone, may be detected several comparatively large, longitudinal fibres, from which a great number of irregular, smaller branches arise.

A valuable confirmation of my opinion, that the corneal hypodermis is the very much modified and reduced layer of similarly named cells in the eyes of Myriapods and Spiders, was found on examining some sections of embryo lobsters which were just ready to escape from the chorion. Here the cells formed a broad and very distinct layer, separated from the underlying ommatidia by an extremely delicate membrane. An exactly similar condition was found in the eyes of larval *Penaeus*, or an allied genus. In both cases, the development of the larval cuticular hypodermis was much greater than in the adult, where it is reduced to an almost unrecognizable thinness. Moreover, the nuclei of these cells stain more deeply, and consequently are more easily re-

cognized, in the larval, than in the adult condition. These two facts indicate that the cuticular hypodermis must have once constituted a more important and conspicuous part of the eye than at present.

Mantis religiosa.

The thick cuticular covering of the eye is divided into hexagonal, biconvex facets, the inner surface being more strongly arched than the outer. They are divided into a hard, homogeneous, outer layer (fig. 118 *c'*), and a thicker, less refractive, inner one, composed of a great number of thin, superimposed layers having the same curves as the outer surfaces of the facets. The latter are separated from each other by a thin layer of chitinous substance, the refractive index of which is different from that of the facets (fig. 118). On the periphery of the inner surface of the latter, are two small nuclei *c.h.*, around each of which is a rather large, triangular space, filled with protoplasm, diminishing quite rapidly in thickness towards the centre of the corresponding facet. I have only been able to study these nuclei in sections, since the fresh material at my command was not sufficient for maceration. It is only by the latter method, by which one may isolate large portions of the corneal cuticula with their underlying nuclei, that an adequate knowledge can be obtained of the number and arrangement of these cells, to which the corneal facets owe their origin, and which form a continuous and distinct layer, — the corneal hypodermis, — between the cuticula and the ommateum. The latter is composed of a number of ommatidia, each one of which, in turn, consists of four central retinophorae surrounded by several rows of pigment cells. The outer ends of the retinophorae are greatly enlarged to form the calyx, which contains the retinidium. The two inner thirds are reduced to a narrow tube, the style, which nearly corresponds with the so-called rhabdom of Grenacher.

The calyx is surrounded by a layer of yellowish brown pigment cells, the nuclei of which are so arranged that it is difficult to determine their number, but they appear to form two, rather indistinct rows. In longitudinal sections, it is only occasionally that one sees isolated, oval nuclei high up, between the retinophorae, as in fig. 118, *pg*[1]. But in the large space, formed by the constriction of the inner ends of the calyces, are several large nuclei, varying considerably in size, and undoubtedly belonging to the yellowish brown pigment cells. These cells do not show any distinct constrictions, and it is therefore difficult to determine

their exact number or shape. Judging from the nuclei, there are at least six brown pigment cells for each ommatidium. Two prominent, black pigment cells completely surround the neck of the calyx. In longitudinal sections, or in isolated preparations, it is seen that their expanded and deeply pigmented inner extremity ends squarely, and contains a round nucleus; in the opposite direction they become thin and narrow, and the pigment, which is diminished in quantity, finally disappears (fig. 118, *pg.*[3]). The style of the retinophorae is completely enclosed by seven retinulae, whose outer ends, in which the nuclei are situated, are completely impregnated with nearly black pigment, while, towards the inner ends, the axial faces alone are colored in this manner. Three of these cells are longer and more deeply pigmented than the others, so that a cross section of the ommateum, just below the calyx, shows only the ends of these three cells arranged as in fig. 123; at the very ends they are broad and thin, increasing in thickness, inwards. All seven retinulae form a long double cone, whose greatest diameter is in the part where there is the most pigment.

The spaces between the inner ends of the ommatidia are occupied by irregular, slightly pigmented cells, containing oval, and distinctly visible nuclei (fig. 118, *y*).

Numerous, fine, tracheal branches, *tr*, are found between the ommatidia.

The ommatidial layer of the eye rests upon an enormously thickened, connective tissue, basal membrane, which forms a thick, sieve-like layer permeated by canals, corresponding in number with the ommatidia, and through each of which passes a bundle of pigmented nerve fibres. The outer surface of the basal membrane, upon which rest the inner ends of the ommatidia, is well supplied with pigment, which obscures its finer structure. The inner surface is thickened and forms a sieve-like membrane, which stains deeply in haematoxylin, and might easily be mistaken for a true basal membrane (fig. 127, *a. c.*). The latter is composed of more compactly united, connective tissue fibres, and is sharply defined on its outer surface, while on its inner, the fibres of which it is composed become continuous with those irregularly encircling the numerous »nerve channels«. Towards the periphery of the eye, this massive membrane, which contains many nuclei, becomes thinner, and, finally, at the beginning of the ordinary hypodermis disappears. The rounded outer ends of the retinophorae, where the four large, oval nuclei are situated, contain a very thin, watery fluid; anything equivalent to a crystalline cone being absent. The walls

of the calyx are finely striped, as though covered with quite regularly arranged fibres (fig. 118).

The calyx is divided into four chambers by the inner walls of the four retinophorae (fig. 119); near its inner end two of the walls disappear, and consequently the retinidium is divided into halves, the plane of division passing through the two pigmented cells, *pg.*[3] (fig. 121). Finally, these walls also disappear, at that point where the calyx is transformed into the style (fig. 122). Although the axial walls of the retinophorae have disappeared, the abaxial ones, which form the calyx, continue as a closed and narrow tube, the style, as far as the basal membrane. The same method of innervation is to be found here as in the Mollusca and Crustacea; each cell is provided with a number of nerve fibres, extending its whole length, and closely applied to its outer surface. By the concrescence of the retinophorae, the nerve fibres of the adjacent walls did not disappear, but came to lie in the centre of the group; as the union became more intimate, the inner walls disappeared entirely, and the nerve fibres became as completely enclosed by the united cell walls as though they had developed within a single cell. With a good oil immersion, it may be seen, without special difficulty, in properly prepared material, that the axial bundle of nerve fibres thus formed occupies the centres of the narrow tubes produced by the united stalks of the four retinophorae (fig. 128). The conditions for observation are so unfavorable at the inner end of the style, that the narrow tube with its central fibre is with difficulty distinguishable; but at the outer end, the tube is considerably enlarged, and the axial nerve bundle is seen to consist of four distinct fibres, which themselves are probably composed of numerous smaller ones (fig. 124). Just beyond the narrow neck of the calyx (fig. 128), the four bundles of nerve fibres break up into innumerable branches, which follow the median partition for a short distance and then separate to form four groups, each one of which passes through the middle of one of the four chambers of the calyx (figs. 121 and 119). From each of these fibres, are given off innumerable horizontal fibrillae, which fuse and interlace with each other to form a complete nervous network, distinguishable only in the most carefully prepared material. The best method of preparation is the one I have already described for *Pecten*, i. e. treatment for about half an hour in chromic acid, $^1/_5\,\%$, at 45° Centigrade. The following day, one may pick to pieces with needles, and examine in acetate of potash. By this method, the most beautiful results are obtained, for it very often happens that the whole retinidium may be isolated

as a spongy-like core, in which the longitudinal fibres with their cross branches may be seen with perfect ease. It is not within my power to give, by means of drawings, an adequate idea of the marvellous complexity, yet at the same time wonderful clearness and simplicity, of this structure, which at once furnishes such a complete proof that the seat of vision is located at that place, as it has seldom been the lot of a student to experience, in an equally difficult subject. Sections of another eye, prepared at the same time in this manner, show essentially the same structure, except that many of the finest fibrillae have become so strongly varicose as to disguise their real nature; under unfavorable optical conditions, a mass of fine granules are seen, with comparatively few, distinctly visible, cross fibres. But even then a careful examination would not fail to disclose the same general structure that is so plainly visible in the dissected eyes. However indistinct the cross fibrillae, at times, may be, the four central bundles always remain visible. In cross sections of the hollow style, may be seen, with a distinctness that leaves no doubt in the mind, very fine fibres radiating from the axial bundle towards the periphery (figs. 128, 124 and 125). The effect is similar to that seen in cross sections of the retinidia of *Pecten*.

If a cross section of the retinidium of *Mantis* be compared with one of *Penaeus*, *Arca*, or *Galathea*, a slight difference will be observed: In the last three, the axial nerve bundle remains exactly in the central axis, between the adjacent walls of the four cells. In *Mantis*, there are four bundles, one inside of each cell; this can only be explained by the fact that, at the inner end of the calyx and indeed throughout the whole length of the style, the axial walls of the four cells have disappeared, and thus the way was left open for the fibres to pass into the centre of each cell; this is evidently a clear gain in the distribution of the horizontal fibrillae, and may possibly account for the absence of a crystalline cone. The wall of the style is surrounded by six nerve fibres, which appear in cross sections as so many small dots (figs. 125 and 124). They may be followed as far as the neck of the calyx, where they disappear, breaking up into numerous smaller branches, continuous with those inside the calyx by means of minute cross fibrillae. Towards the outer end of the ommatidium, the retinulae are easily seen to consist of seven distinct cells, closely surrounding the style; towards the inner ends, the space enclosed by the pigmented axial faces of the retinulae, remains about the same, while the enclosed style with the six nerve fibres becomes smaller and thus

gives rise to a pigmentless area between the style and the retinulae (fig. 125). Whether that is the normal condition, or an artificial product of the reagents used, I am unable to say. The retinidium, besides being enclosed in the calyx, is also surrounded by a somewhat thicker and structureless membrane, the retinidial sheath, formed by the united outer ends of the seven retinulae, which are continued outwards to the surface of the ommatidial layer as thin cell walls. The abaxial face of each retinula is provided with a number of longitudinal nerve fibres connected with each other by numerous, minute, circular ones (fig. 118). Around the retinulae are several bacilli, the number of which for each ommatidium I was unable to determine with certainty, but I have counted eight in several instances, and think that that is the normal number. They are much larger than the nerve fibres and are undoubtedly the inner, stalk-like ends of the outer pigment cells, with which they should correspond in number. They are round, colorless and refractive rods, surrounded by nerve fibres; the inner ends, which rest on the basal membrane, expand into several root-like fibres, a proof that they are the modified inner ends of hypodermic cells. The nerve fibres surrounding each bacillus, supply the outer pigmented ends of the same. The bacilli may be followed in longitudinal sections as far as the outer ends of the retinulae, but, occasionally, one is seen to extend as far as the inner row of nuclei of the brown cells (fig. 118, *b. pg*[1]); they probably belong to those pigmented cells, the nuclei of which may be seen between the outer ends of the calyces.

Through each canal in the basal membrane, passes a bundle of nerve fibres which are pigmented towards their outer ends. Whether the same breaking up of the nervous bundles to supply four different ommatidia takes place here, as in *Penaeus*, or not, I am unable to say, since the material at my disposal was neither sufficiently abundant, nor favorable for the observation of such minute details. At all events, the fibres, or groups of fibres, may easily be seen passing to the individual cells which constitute the ommatidia; they may then be followed along the whole length of the same, either in cross or longitudinal sections, or in the dissected and isolated cells.

Chapter III. General Remarks on the Mollusca.

The term ommateum was first introduced by Lankester to designate all the soft parts of the Arthropod eye, with the exception of the cuticular lens. Carrière adopted this term, and added that of omma-

tidium, to designate the individual eyes of which the Arthropod ommateum is composed. According to my own researches, the structure and morphological signification of the latter term is entirely different from that ascribed to it by my predecessors. Two difficulties have presented themselves, either new terms must be invented to designate what I consider to be the real unit of the Arthropod, or in fact of all eyes, or the meaning of the old, must be extended to suit my conception of the structure. I have chosen the latter course, the less of the two evils.

By the term ommatidium, I shall designate those constructive elements of all eyes consisting of single (?) or compound, colorless cells the retinophorae, surrounded by one or more circles of pigmented ones, or retinulae.

A typical Molluscan ommatidium consists of a double, colorless and, in some cases, gland-like cell, the retinophora, containing two nuclei and an axial nerve fibre. The external surface of the retinophora is provided with nerve fibres, which at the outer ends of the cells break up into numerous fibrillae directly continuous with similar ones from the axial nerve. This network of cross fibrillae, the retinidium, is usually supported by a cuticular secretion, or rod, of the retinophora. The latter, except in the retinated types, always contains a number of refractive globules which serve as a kind of mirror, or argentinula, for each rod, so that the rays of light are reflected back again, passing a second time through the retinidium. The retinophorae are surrounded by a circle of pigmented cells, which may also be provided with nervous retia terminalia imbedded in a cuticular secretion; but these cells are in all cases single and contain no axial fibres. In the simplest condition, the terminal nerve fibrillae of the retinophorae, of the pigment cells, or retinulae, and of the adjacent, unmodified epithelial cells, form a continuous nervous network.

The retinophorae, in all the varied stages of their modification, are distinguished by their pointed inner ends drawn out into the axial nerve fibre, and by the presence of two nuclei; one is faint and difficult to observe, while the other is large and oval, stains sharply but not deeply, and always contains a nucleolus.

The retinulae end in several root-like fibres resting upon the basal membrane. Their nuclei are comparatively small, stain deeply but not so clearly and sharply as those of the retinophorae, and, as far as I have observed, never contain nucleoli.

The retinulae may be transformed into ganglionic cells, which, in the early stages, migrate inwards leaving the retineum, with

which they remain in connection by a nerve fibre, or, in the later stages, they may be converted »in situ« into ganglionic cells which never leave the retina (Pl. 32, figs. 139 and 140).

Animals provided with the simplest ommatidia may possess an extraordinary sensitiveness to changes in the intensity of light, as witness *Avicula*. An epithelium provided with such ommatidia is seldom, or never, perfectly smooth; it is thrown into innumerable folds which usually run at right angles to the course of the greatest amount of light The folds serve a double purpose; first, of increasing the light sensitive surface, and second, of bringing the ultimate nerve fibrillae, which are in general tangential to the surface, as nearly as possible at right angles to the rays of light coming from various directions.

Here, then, we have the conditions which shall determine the ultimate structure of the incipient visual organ. In the folded portions of the ommatidial surface, a double advantage is gained: first, a protection for the retia terminalia supported by the cuticula; and, second, a partial exclusion of lateral rays of light, so that both the retinidia of the pigmented, as well as of the colorless cells, may become functional. In the convex type of eyes, the pigmented cells lose their terminal nerve fibrillae, and serve solely to surround the radiating retinidia of the retinophorae in such a manner that each one shall receive only the vertical rays of light. In all convex eyes, the so-called faceted structure is a necessary consequence of the law that the perfection of a visual organ depends upon the degree to which lateral rays of light are excluded from the retinidia, and upon the degree to which the ultimate fibrillae of the latter have become perpendicular to the rays of light. In convex eyes with radiately arranged ommatidia, the protection of the retinidia from lateral rays can only be accomplished by the isolation of the individual retinidia, a function to which the pigmented retinulae have become subordinate; in the same proportion, the retinophorae become the more essential elements. The rapidity with which the latter assume the supremacy is, without doubt, due to their axial nerve fibres, so well adapted to the most economic distribution, over a given area, of radiating fibrillae. To this may also be added their refractive and granular contents, acting as mirrors, which reflect the light that has once passed the retinidia, and cause it to pass a second time through the retinidial fibrillae.

The absence of pigment in the retinophorae, even when its presence would not interfere with the accession of light to the retinidia, is a fact worthy of consideration. That it must have an importance hardly

exceeded by that of the nerve fibres themselves, is shown by the constant[1] absence of granular pigment in all retinophorae, from the simplest isolated ones, to the most specialized.

It is not impossible that the retinophorae originated from simple gland cells, which had the advantage over the pigmented ones in that the rays of light would be reflected outwards again, by the colorless and refractive contents underlying the retia terminalia; pigment would absorb, not reflect, light. But I am inclined to regard the refractive globules as being secondarily acquired by the colorless cells, since in the Coelenterata they are absent. The remarkable constancy with which similar gland-like cells are associated with the sense hair papillae of the Mollusca, the sense organs of the lateral line, and organs of taste in Vertebrates, indicates that these gland-like cells have something more than a casual connection with organs of special sense.

In the invaginated forms, the shape of the eye determines, to a certain degree, the direction of the rays of light, and we should expect to find in the simplest eyes of this type that both retinulae and retinophorae contribute nearly equal parts to the formation of the retinidia; and, indeed, such is invariably the case in the simpler forms of Molluscan eyes. According as these invaginate eyes become more highly developed, — a process accompanied by the narrowing of the pupil together with the addition of some refractive body, as the lens, — the direction of the rays of light becomes definitely fixed, and the fibrillae of the retinidia assume a more perfect radial arrangement, in overlying planes, around the larger nerves fibres.

In the simplest Molluscan eyes, the arrangement of the fibrillae is not of great moment so that both retinophorae and retinulae may produce rods; but in the more perfect organs, as those of Cephalopods, Heteropods and *Pecten*, the retinophorae, owing to the advantageous arrangement of their axial nerves, alone develop rods.

The visual organs of the Mollusca may be divided, according to the arrangement and modification of the ommatidia, into four types: the diffuse, the invaginate, the faceted, and the pseudo-lenticulate type, representing the three modifications of light sensitive surfaces, i. e., a retineum, ommateum and a retina.

The Mollusca is the most interesting group of animals we know of, as far as visual organs are concerned, since it contains all types of

[1] In Cephalopods, *Nautilus* and *Sepia*, there appears to be an exception, in that the so-called sense cells are somewhat pigmented.

such structures known to exist. Even in one genus, as *Arca*, one finds innumerable examples of the diffuse, the invaginate, and the evaginate, or compound eye.

The isolated ommatidia, constituting the diffuse form, seem to be present in nearly all of the Lamellibranchiata, regardless of whether other and more perfect eyes are present or not. In the Gasteropods, their presence has never been demonstrated, but from the rudimentary character of some of their eyes (*Patella*, *Helix*, *Haliotis*, etc.), there can be no doubt, that in the well developed pigmented areas of these animals, there are also isolated ommatidia similar to those of the Lamellibranchiata.

The chromatophores of the Cephalopods offer striking resemblances to the isolated ommatidia. Blanchard (70) has shown that they develop as single, colorless cells surrounded by pigmented ones. If we suppose that these embryonic organs are ommatidia, and that the colored cells, or retinulae, should assume the features so characteristic of the pigment cells in certain Coelenterata, Crustacea, and embryo fishes, i. e. amoeboid arms and contractility, the ommatidia would then be transformed into chromatophores. Their original function as ommatidia, and consequently the intimate relation they bore to the light, would prepare the way for their transformation into their present condition. In the Lamellibranchiata, the isolated ommatidia are found principally in those pigmented areas exposed to the direct rays of light, that is, on the edge of the mantle and tip of the sipho. In the former region, on the branchial side of the ophthalmic fold, the ommatidia tend to form into groups, covered with a slightly thickened cuticula, on the surface of rounded summits or elongated ridges, or upon the floor of shallow grooves or circular pits. Although in these cases the cuticula shows no traces of a division for each underlying cell, it may be divided into two continuous layers; a very thin, structureless, outer one, or corneal cuticula, and a thicker, less compact, inner one, the retinidial cuticula, filled with the fibrillae of the retia terminalia (Pl. 32, fig. 130).

In general, the ommatidia seem to be scattered about indefinitely over the pigmented surface of the mantle, but the irregular folds in the epithelium offer certain advantages which are seized upon by the ommatidia, causing them to develop more rapidly in those regions with the most folds.

The invaginated eyes of *Arca* may easily be proven to have originated from the pigmented furrows, or pits. Did the faceted, or evaginate eyes, originate from the pigmented summits and ridges, or by a modi-

fication of the invaginate eyes? Although I would not entirely exclude the former possibility, I have only found evidence in favor of the latter. As far as we know, only *Arca*, *Pectunculus*, and possibly the ancestral forms of *Pecten*, were supplied with evaginated, or faceted eyes, while all other Mollusca possess only the invaginate types. We may mention the following facts in favor of the supposition that the faceted eyes are modifications of the invaginated ones. The latter are found in all stages of development, large or small, deep or shallow, round, oval, or elongated. If now the faceted eyes were formed from the summits and ridges separating the pits and grooves, we should expect to find a series of intermediate forms, parallel with those of the invaginate ones. But this is not the case, for the faceted eyes are usually of a large and constant form, sunken in pits more or less shallow according to the development of the eye. It is very rarely that one finds small faceted eyes composed of two or three ommatidia. Moreover there is a tendency on the posterior portions of the mantle to produce intermediate forms between the faceted and invaginated types. Finally the faceted eyes are only found in *Arca, Pectunculus* and probably the ancestral forms of *Pecten*, while all other Molluscs are provided only with the invaginate types. These facts render it probable that the latter are the simplest and ancestral forms, from which the faceted ones have arisen by an evagination of the pits, accompanied by the degeneration of the pigment cells into protective ones, while the retinidia of the retinophorae have developed in a corresponding degree (Pl. 32, figs. 132 and 133). The faceted structure of these convex eyes is, as we have already said, a necessary result of the radial arrangement of the retinidia, upon whose fibrillae it is necessary for the rays of light to act at right angles.

In the shallow grooves on the mantle edge and at the base of the siphonal tentacle of Lamellibranchiata, as we have already remarked, the cuticula forms a continuous layer, the inner surface of which, the retinidial cuticula, is filled with a thin stratum of tangential nerve fibres, the retia terminalia. In the deeper grooves, or in the less developed invaginate eyes, the cuticula is considerably thicker, and its inner layer shows a tendency to form, over each cell, a cuticular cylinder, or rod, containing the terminal fibrillae of the nerves surrounding each cell. As the divisions between these cuticular cylinders become more and more marked, so also the nerve fibres in them assume a more constant relation, giving rise to the retinal rods, each of which contains a specialized portion of the retia terminalia, the retinidium. The corneal cuti-

cula remains as a thin, structureless membrane covering the outer ends of the rods (Pl. 32, fig. 132). These organs constitute the simplest invaginate eyes, such as are found in *Arca, Patella* etc. An advance in the structure of such an eye is made by an increase in the depth of the optic cup and in the size of the retinidia, accompanied by a reduction in the size of the opening, or pupil of the eye. What seems to have been an incidental result of the deepening of the optic cup was an increase in the thickness of the corneal cuticula, which may be followed in its growth in various genera of Gasteropods until, finally, it completely fills the optic cup. A discussion of the effect which a constant increase in the thickness of this refractive substance until it entirely fills the cavity of the eye would have upon the rays of light entering the pupil, would lead us too far into physiological grounds, for this paper. The general result would be, first, to increase the number of direct and reflected rays of light falling upon the floor of the optic cup; second, to exclude the outer walls more and more from the light, until finally only direct rays fall upon the inner wall of the cup. Either a central, or external part of the enlarged corneal cuticula, or vitreous body, becomes hardened into a rounded, or lenticular body to form the lens.

According as the inner wall of the optic cup becomes more exposed to rays of light whose direction is more and more fixed and constant, so a corresponding change in the structure of the rods will appear, in that they become more sharply and regularly defined, the fibrillae of their contained retinidia showing a more perfect cross arrangement, and consequently being more perfectly at right angles to the rays of light. The more complete the arrangement of the retinidial fibrillae, just so much greater will be the effect of this uniformity in direction upon the cuticular substance of the rods supporting the fibres, until, finally, the so-called lamination of the rods, due to the perfectly radial arrangement of the retinidial fibrillae, is produced. My own observations only extend over those Gasteropod Mollusca (*Haliotis* and *Patella*) in which the eye is very imperfectly developed. In the higher forms, the observations as yet made are too incomplete to allow a definite conclusion concerning the structure of the rods and their origin. According to Hilger, they consist of a sheath and core, formed respectively by the pigmented and colorless cells. A rod of that composition has no resemblance to any similar structure of which we know, and cannot be compared in any way with the rods of other Mollusca. I believe that Hilger has formed a false conception of the rods in Gasteropods. It seems much more

probable, from my own studies and from what I can gather from his, that both pigmented and colorless cells form independent rods, and that what he has described as a single one is really the product of an entire ommatidium; the core and sheath of his rod being due to the arrangement of the cells composing the ommatidium. The rod of the retinophora, or colorless cell, forms the core of HILGER's rod, while those of the surrounding pigment cells form the sheath.

Whether there are Gasteropod eyes in which only the retinophorae bear retinidia, while the pigment cells are modified for other purposes, is not known at present. In the Heteropods, however, according to HENSEN, it looks as though the retinulae were reduced to very thin pigmented cells at the outer ends of the retinophorae; the latter alone appear to develop rods.

In the Cephalopods, as we have already pointed out, the retinophorae (retinal cells) alone produce double rods, which may be compared directly with the double rods of *Arca*, *Pecten*, etc. The retinulae have become transformed into cells homologous with the ganglionic ones of *Pecten*. In the latter case, the inversion of the rods necessitates the absence of pigment in these cells, while in the Cephalopods, where the original direction of the rods is retained, no such change is necessary.

The pseudo-lentic eyes of *Arca* must be regarded as small aggregations of ommatidia on a nearly level surface, the retinidial cuticula of which has become thickened into a lens-shaped body richly supplied with nerve fibrillae, — in fact exactly what would be produced by pulling an invaginate eye out flat. One might consider them as incipient invaginate eyes, the retinal cuticula of which has increased in thickness more rapidly than the ommateal layer has become invaginate.

The retinated type of eyes is confined, as far as we know at present, to *Pecten*, whose retina is characterised by the great development of the retinophorae and their rods, and the complete absence of pigment from the retinulae. The sensitive layer of the Cephalopod eye must be regarded as a retineum in which the retinulae have ceased to produce rods, some being modified to form the colorless ganglionic cells (»sockel« cells of GRENACHER). The eyes of Cephalopods are remarkable on account of their complicated dioptric apparatus, rather than for any great specialization of the sensitive layer.

Before making any comparisons between the retina of *Pecten* and that of Cephalopods, I will attempt to explain my idea of the origin of

the eye of *Pecten*. An incomplete knowledge of the anatomy and development of these eyes has deterred all my predecessors from making any attempt to solve this apparently hopeless problem. They have contented themselves with the statement that we must look to the development for the solution. I thought so too, and after a careful, and. I believe, in the main successful study of the development, was much disappointed to find that the solution did not appear any easier than before. Instead of developing from invaginations, as I had expected would be the case, they were formed from knob-like papillae. I left the matter for a while, and turned my attention towards other genera of Lamellibranchiata in hopes of finding some clew to the subject. After studying the eyes of *Arca*, I came to the conclusion that the solution could be found there, if anywhere. Although the following explanation may not rest upon sufficient evidence, still, as far as it goes, it is good. Development has shown that, in the young *Pecten*, the branchial side of the ophthalmic fold is covered with a number of small pigmented pits exactly similar to the invaginated eyes of *Arca*. There are also small pigmented papillae consisting of a few ommatidia, which in the larvae are exceptionally large and well developed, but which in the later stages degenerate or disappear. These facts indicate that the ophthalmic fold, in the ancestors of the present *Pecten*, was provided with many invaginated eyes, together with innumerable, well developed and isolated ommatidia, a condition which could best be compared with that in *Arca* of to-day. A most remarkable agreement is to be found between the paired arrangement of the eyes of *Pecten* and the faceted ones of *Arca*. In neither genera is the sequence of the pairs constant; usually two large eyes are separated by one or two small ones. We have seen that the largest eyes of *Arca* are arranged along a pigmented line on the summit of the ophthalmic fold, and that on the branchial side of this fold were many smaller eyes in various stages of development. Now in the larvae of *Pecten* a similar condition prevails. There is a pigment furrow at the base of the ophthalmic fold from which the large permanent eyes develop, while on the branchial side of the fold are numerous small and transitional invaginate eyes. We may suppose that, in the ancestral *Pectens*, there were many highly developed, invaginate eyes along the pigmented furrow. There is in all Mollusca a tendency for such cup-like eyes to form closed sacs, but in all cases, except *Pecten*, the posterior wall becomes the most highly developed, and gives rise, finally, to the retina. If we suppose that in *Pecten* the vesicle, formed by the closure

of a primitive optic cup, becomes somewhat flattened, then those ommatidia on the edge of the vesicle would be turned inward, retaining meantime their rods (Pl. 32, fig. 150); those ommatidia on the anterior wall, which in such cases are usually short and functionless, would, with the folding in of the cup, lose their pigment, so that light could still penetrate to the posterior wall of the vesicle. By a continued ingrowth of the ommatidia on the periphery of the outer wall towards the centre of the eye, the inverted ommatidia of the anterior wall would become expressly adapted to the function of vision, while those on the floor of the optic vesicle would gradually become functionless, or modified in other directions. In the primitive optic cup, the retinophorae were probably surrounded, as often happens, by a double circle of pigment cells, an outer and an inner one. After the closing of the cup, this arrangement appears to have been partly retained, the outer row of ganglionic cells being the product of the modified basal row of retinulae, while the inner ganglionic cells are the modified outer ones (Pl. 32, fig. 151). A similar condition must have obtained in the floor of the optic cup, which now forms the inner wall of the optic vesicle, whose layers, if they are homologous with those of the retina, should be in the inverse order. In this case the structureless and non-cellular rete-vitrosum would be homologous with the layer of rods; a continuation of this comparison would make the argentea, composed of flattened and colorless granules, homologous with the retinophorae with which it agrees in the secretion of the hyaline layer, and in the presence of the colorless and refractive globules, so characteristic of the retinophorae in general. Lastly, the tapetum, composed of pigmented cells, would be homologous with the entire ganglionic layer; both therefore represent modifications of pigment cells, or retinulae. After the closure of the optic cup, the modifications of the surrounding connective tissue necessary to form the lens and pseudo-cornea, present no morphological difficulty. The basal membrane of the primitive optic cup would, with the formation of the optic vesicle, form the ommateal sac, from the thickening of whose anterior and posterior walls would be formed the septum and selerotica, both of which are double layered.

There is still the greatest difficulty to solve, namely: why is it that *Pecten* and *Arca* are so richly supplied with highly developed eyes, when there seems to be no more necessity for them here than in any

other Mollusc? The innumerable eyes of *Chiton* and *Onchidium* undoubtedly owe their origin to the same laws governing the development of the eyes of *Arca* and *Pecten*. The material, upon which SEMPER made his observations concerning the eyes of *Onchidium*, was undoubtedly in a very poor state of preservation, as may be easily seen from the figures. The most doubtful of all his statements is, that the inverted retinal layer is penetrated by the optic nerve. It is very probable that, in *Chiton* and *Onchidium*, the whole surface of the epithelium is filled with isolated ommatidia, from which, in the younger specimens, the eyes are being constantly formed by the aggregation of ommatidia into groups, which subsequently become invaginated.

The following suggestion, although it does not strike at the root of the real difficulties, may possibly direct attention towards a phase of the question which has not, heretofore, been considered. For instance, in almost every Mollusca I have examined, the epithelium was found to consist, together with other elements, of colorless gland-like cells and pigmented ones. In certain instances, we notice a tendency of the pigment cells to form a circle around each colorless one, giving rise to ommatidia irregularly scattered over large areas. Now there is, moreover, a tendency for the ommatidia to collect into larger or smaller groups; but this tendency acts at one place nearly as well as at another, so that innumerable groups of ommatidia will be formed at the same time over wide areas. The development of these groups into simple grooves and pits, and finally into fully developed eyes, is a very simple process, and may easily be observed. But what is the motive power? We must necessarily assume, that, up to a certain stage, the formation of ommatidia and their collection into groups was of some advantage to the animal (see chapter V). If, now, we assume that the conditions for the growth of these organs were exceptionally favorable, a powerful impetus would be given which would carry them to a degree of development far exceeding the necessity of the animal. After a time many of the organs thus made would degenerate and disappear. This degeneration of many young eyes of *Pecten*, and of the faceted eyes in full grown *Arcas*, may be considered as steps towards the reduction in number of the numerous eyes thus unnecessarily produced. There is, however, still another factor of great importance, which I shall discuss more fully in another place, and that is the change of functions undergone by the ommatidia. Two well developed eyes are, under most circumstances, enough for any animal. But, if it could be shown that the eyes originated from organs having other functions, so that an in-

crease in their number and perfection would be of corresponding advantage to the animal, then the presence of a great number of these highly developed organs would offer no difficulty. If we suppose that these structures could, by a progressive series of changes, be transformed into rudimentary eyes, the function of one not being lost until after that of the other had been acquired, then we could account for the presence of an unnecessary number of eyes in any one animal.

As we hope to show more clearly in the last chapter, the so-called eyes of *Pecten*, *Arca*, *Onchidium* and *Chiton* are highly developed heliophags, or organs for the absorption of energy from the sunlight. The more light concentrated upon the energy-receiving surface, the more benefit the animal would derive from the light. An increase in the number of these organs would also be a great benefit, provided the animals were nocturnal, or lived in dark places. It is, therefore, on this supposition, not strange that some animals should have a great many such organs in a high stage of development, for every additional organ, or every step toward a more perfect structure, would be of a corresponding advantage to the animal; we can therefore offer some reasonable explanation for the great number of such organs present. This, however, would be impossible on the supposition that they were mere eyes, for it would be very difficult to offer any explanation of the use *Arca* could make of two highly developed eyes, to say nothing of the 1200 such organs that it possesses! The same reasoning would apply to *Pecten*, with from 60—100 highly developed eyes, and *Onchidium* or *Chiton* with several thousand eyes each. But if it is impossible to offer any plausible suggestion as to the present function of these eyes, how is it possible to account for their first appearance, and for the innumerable intermediate stages through which they must necessarily have passed before reaching their present condition? These difficulties are obviated by supposing that they were, or are, heliophags; we can then account for their great number and high development according to the theory of natural selection. But we know from experiment, that *Arca* can see — in the ordinary sense — that is, even a very small object will cause muscular contraction. A heliophag absorbs light energy, and therefore the most perfect forms have lenses or refractive bodies for concentrating the light, or are constructed in the most advantageous way for its reception; but these are just the conditions that an eye has to fulfil, so that the most perfect heliophag could at the same time be an eye. Heliophags, like those of *Arca* and *Avicula*, receive

a constant stream of energy, but if this stream is broken by the intervention of any object, a special irritation will be produced giving rise to muscular contractions. The heliophags of *Arca* are so perfectly constructed and so sensitive, that the slightest change in the light received causes an irritation sufficient to produce strong muscular contractions; it is, therefore, a heliophag of a high stage of development, and might very properly be called an eye.

If the heliophag became so sensitive that the slightest changes in the amount of light caused muscular contractions, we would have the first steps towards the formation of an eye. If, by association, and by the high development of the heliophag, certain light combinations i. e. images of certain objects, caused contraction, and others, equally intense, not, then the heliophag would have all the essential characteristics of an eye, but would not necessarily have lost its primitive function of absorbing energy.

The so-called eyes of *Pecten*, *Arca*, *Chiton*, and *Onchidium* represent various stages of transition from heliophags to true eyes, but in all probability with their primitive functions still unimpaired.

Nerve Endings.

In order to comprehend more fully the nature of the nerve endings in the retinal layer, it is necessary to study the similar process on the unmodified epithelium. Sections show that in the Mollusca indifferent epithelial cells are usually very high and narrow, being constricted in the middle, and ending at the base in several root-like fibres attached to the basal membrane. In certain regions, notably on the ophthalmic fold, the cells are deeply pigmented at the outer ends; they are covered by a cuticula varying in thickness, and divisible into two layers, a thin, refractive outer, and an inner one passing insensibly into the outer ends of the cells. When these cells have been successfully isolated, one may see, in nearly all, several nerve fibres extending along the wall of the cells towards their outer ends. These fibres generally cling quite firmly to the sides of the cell, but examples may be found in which they have been separated from the whole length of the wall, remaining attached only at the outer extremity (Pl. 30, figs. 50 and 53). I have seen cases in which, to one cell, as many as five or six such fibres, several times as long as the cell, were attached. In sections of the mantle edge preserved either in chromic acid, or picro-chromic osmic acid (Fol) and mounted in acetate of potash, a perfect network of fibrillae, the general

trend of which is parallel to the surface, may be seen beneath, or in the inner layer of the cuticula. This nervous network, the rete terminale, seems to be present in greater or less perfection throughout the whole hypodermis of the mantle edge, but is especially well developed either near the eyes or in the pigmented portions. In some cases, large and unbranching nerve fibres pass directly to the outer cuticular layer, where they seem to terminate in one or more minute, stiff, sense hairs (Pl. 30, fig. 64 *n.f.* and Pl. 32, fig. 153 *d*). These larger nerve fibres expand, a short distance below the basal membrane, into small bipolar vesicles containing a nucleus. These structures are young ganglionic cells formed by the elongation of the slender sense hair cells in the following manner: the nucleated basal expansion wanders into the underlying tissue, while the external end becomes reduced a fibre, still extending to the outer surface of the epithelium, and terminating in one or more sense hairs. The outer end of the fibre then gives rise to minute cross fibrillae, which either adhere to the wall of the neighboring sense cell, or unite with similar fibrillae from older nerve fibres; lastly, the tuft of sense hairs disappears, and the conversion of the sense cell into a bipolar ganglionic one is complete (fig. 153 *e* and *f*). Subsequently the body of the bipolar cell gives rise to numerous secondary fibres which unite with those from other cells, and so convert the bipolar cell into a multipolar one, whose primitive outer end still retains its original position between the epithelial cells, and extends into the cuticular layer. This process of nerve formation may occur at any part of the mantle edge, and is not confined to the larval stage, but takes place also in the nearly full grown individual. Here then is the explanation of the universal intercellular nerve endings in the Mollusca, and unless degeneration of the outer ends of the nerves has taken place, they should always extend into the cuticula. In no case do nerves from the central nervous system unite directly with the sense cells of the epidermis. All the nerve-ends in the hypodermis mark approximately the places where ganglionic cells originated. The latter alone are directly united on the one hand with the hypodermis, and on the other with the central nervous system. These facts must give a certain bias to all our suppositions concerning nerve endings in the hypodermis, for it is evident that, unless great secondary changes have taken place, the nerves must terminate between the cells, and probably extend to their very outer ends; while, if we suppose that the nerves from the central nervous system grow towards the ectoderm

and there unite with the cells, there is a possibility of a greater variety of nerve endings, which we must always bear in mind in making any supposition.

There are numerous sense cells in the skin of the Mollusca, which apparently terminate in a single fibre, which certainly does not extend along the walls of the cells. The latter pass so gradually into these fibres that it is impossible to determine the limits of either. This, then, appears to be an exception to the intercellular method of nerve endings. Does the nerve fibre stand in direct communication with the central nerve system? I think not. It seems to me that we have exactly the same condition here as has been described by Hertwig for the Coelenterates; that is, there are two classes of cells in the Mollusca, constituting the greater part of the hypodermis; the myo-epithelial, and the neuro-epithelial cells. The former consist of the ordinary epithelial cells, ending in radiating, root-like fibres, the union of which gives rise to the basal membrane, which is probably homologous with the sub-epithelial layer of myo-epithelial fibres of the Coelenterates. The sense hair cells, which terminate in a single fibre, would then be homologous with the neuro-epithelial cells of the Coelenterates. The inward prolongations of the sense cells in the Mollusca are not then nerve fibres, arising either from the nervous system, or from peripheral ganglionic cells, but are simply nervous prolongations of the sense cells themselves and are probably united as their inner ends with a contractile one which originated near the sense cell, and which during its inward growth has drawn the nervous fibre of the latter after it. The sense cells are provided with inter-cellular nerve fibres, in the same manner as the ordinary epithelial cells.

The central nervous system is simply a large group of ganglionic cells, which originally arose in the same manner as the peripheral ganglionic cells do now; the invagination of the whole surface of the hypodermis to form a nervous system is a secondary process. The union of the central nervous system with the ganglia of remote sense organs takes place in exactly the same manner as the various ganglionic cells of a single sense organ became united with each other. The conversion of ordinary hypodermic cells into ganglionic ones could not be better illustrated than by the cells of the outer ganglionic layer in the eye of *Pecten* (Pl. 29, fig. 33).

Therefore in the origin of any sense organ from a group of hypo-

dermic cells, the increase in number of nervous cells arising from that point goes hand in hand with the increasing sensitiveness of the organ, and finally gives rise to a subjacent layer of ganglionic cells united on the one hand with the central nervous system, and on the other with the sensitive cells, between which the ganglionic ones have arisen. The only difference between the so-called sense cells and the ganglionic ones is that the former retain to a greater degree their power of receiving stimuli directly from the stimulating agents, while the latter, with increased sensibility, receive only those stimuli which have acted upon the former, and conduct them to the central nervous system. We should, therefore, expect to find, and do find even in highly developed sense organs, many transitional stages between sensory, and ganglionic cells.

In the ontogenetic development of the higher sense organs, we no more find a repetition of the phylogenetic process, than is found in the central nervous system. There is an invagination, or thickening, of the place in question, with a separation »en masse« of the ganglionic and sense cells, and a subsequent outgrowth from the nervous centre to join the sense ganglion. These two processes, the separation of the ganglionic cells and their union with the central nervous system, are easily studied in those organs which are widely separated from the latter. But when the two structures originate from the same place, as in the eyes and brains of Arthropods, the origin of the brain and the optic ganglion, and their union with each other, may, ontogenetically, form a single process. The united ganglionic cells, which have arisen with the sense cells, form the optic ganglion (Cephalopods, Worms, and Arthropods). The optic ganglion may be united with the eye by a primary, ganglionic optic nerve, and with the brain by a secondary optic nerve, or outgrowth of the central nervous system. But, if the eye and brain are closely united, then the optic ganglion will fuse with the latter, and the secondary optic nerve disappear.

Chapter IV. General Remarks upon the Arthropods.

Our studies have shown that the eyes of Arthropods, like those of Molluscs, consist of ommatidia, the structure of which is dependent upon the shape of the eye.

The compound Arthropod eye consists of a double layer of cells; the ommateum, and the corneal hypodermis; the latter has been

invariably overlooked by GRENACHER; the ease with which it may be demonstrated in such different genera of both Insects and Crustacea as *Mantis*, *Musca*, *Penaeus*, *Orchestia*, *Branchipus*, *Galathea*, *Pagurus* and *Palaemon* renders it highly probable, even if not beyond all doubt, that it occurs in all faceted eyes. Wherever the corneal hypodermis is present, the corresponding configuration of its cells and of the corneal facets, or when these are absent the corneal markings, prove that to this layer the corneal cuticula owes its origin. In the absence of positive evidence, it would be unreasonable to suppose that in other compound eyes the cornea was due to a different source. We are therefore compelled to admit that the corneal hypodermis is universally present in the compound Arthropod eye, and always gives rise to the corneal facets. It is probable that the corneal cells may in some cases be regarded as more than simple constructive elements; their radiating fibres and their general shape in *Galathea* render it almost certain that they play a physiological part in regulating the amount of light, and therefore acting as a sort of iris.

The general structure of the ommatidia remains about the same as in the Mollusca; there is a tendency, however, towards an increase in the number of retinophorae, which reach four, or very rarely five, in the compound eye, while in certain aberrant forms, as *Limulus*, they may increase to as many as 8 or 10.

In the Mollusca, we have seen that a natural result of the evaginate, convex arrangement of the ommatidia is an expansion of the outer ends of the latter, and a reduction of the retinulae to protective purposes. An exactly similar series of changes follows the evagination of the Arthropod eye. The retinophorae of each ommatidium have increased to four equivalent cells, showing no trace of the subordination of one, accompanied by the predominance of others, as is the case in Mollusca. The terminal, cuticular secretions, or rods, by a series of changes to be shortly enumerated, have been transferred to the axial faces of the outer ends of the retinophorae; they there unite to form the crystalline cones, to accommodate which the outer ends of the retinophorae are enlarged into a cup-like expansion, the calyx, while their inner ends are reduced to a slender tube, or style, serving at once as a support for the calyx, and as a protective canal for the axial nerve.

The compound eye of *Arca* is extremely valuable for comparison with that of Arthropods: firstly, because it is very simple, and may be

traced back to an invaginate eye in which the retinulae also played primary roles: it is therefore easy to determine what conditions are essential, and what are the results of a simple modification in form; secondly, by a comparison of the Molluscan and Arthropod compound eye, between which there is not the slightest genetic relationship, we may possibly arrive at some conclusion as to what elements of the Arthropod eye are essential, and what secondary to vision; or in other words, what characters may be regarded as morphological, and what analogous.

A primitive ommatidium may be regarded as a colorless (single? or compound) cell, provided with a terminal rod and an underlying reflective part, and surrounded by a circle of pigment cells. When the colorless cell, or retinophora, of an evaginate eye assumes a more important part, the pigment cells become modified into circles, one surrounding the rod, and another the reflective part; e. g. *Arca*. An analogous condition prevails in Arthropods, where the retinulae are modified into two principal circles; an outer one of comparatively light-colored cells, surrounding the calyx, and an inner row surrounding the reflective part, or pedicel; other pigment cells may be present, but they show a less constant and uniform arrangement.

A layer of irregular cells is quite widely present in the compound Arthropod eye, around the bases of the ommatidia, just above the basal membrane. They contain little or no pigment, but are often filled with highly refractive crystals, milk-white in reflected, yellowish or colorless in transmitted, light; they are often so refractive that when seen in the latter manner they may appear nearly black. The outer row of retinulae may be divided into secondary circles, of which the very outer one often contains crystals similar to those over the basal membrane (*Penaeus*). The middle row of retinulae, the retinulae of Grenacher, are most constant in number and shape, seven being usually present; four, and less often six, cells surround the calyx.

The style of the retinophorae consists of a structureless tube which towards its inner end often breaks up into numerous, striated, refractive plates, the striae running at right angles with each other in alternating plates of different refrangibility. The faces of the plates are never parallel with each other. The frequent absence of the pedicels in those Arthropods that can see well, together with the absence of nerve fibrillae, indicates that they are not essential structures. It appears that the pedicel is more frequent in nocturnal, than in diurnal, Insects. I must confess that I am very loath to make any

statement about the style and pedicel, except that they are not concerned directly with vision; but the facts enumerated point in a certain direction, and, in the absence of any proof to the contrary, we must not hesitate to point out what that direction is, knowing perfectly well that the evidence is likely to turn in this or that direction, with the accession of new facts.

The facts then to be considered are the following: (1) in the Molluscs, one finds in the retinophorae, beneath the rods, a reflecting surface composed of refractive granules; (2) in the compound eye of *Arca*, the reflective granules are surrounded by a special circle of retinulae; (3) in the absence of the granules, a special reflecting membrane, the argentea, is developed, serving the same purpose (*Pecten*); (4) behind the latter is a layer of red pigment, the light from which may pass through the argentea to the rods; (5) the argentea consists of colorless, refractive plates, the angles of whose faces are so arranged as to cause the reflection of incident, and interference of transmitted light. If now we consider, for the sake of argument, that the pedicel is a reflector, we have the following points of comparison with similar structures in the Mollusca: (1) A continuous argentea being absent we have instead, at the base of each retinophora, a collection of refractive plates, whose structure renders it highly probable that they have the same optical properties as those of the argentea in *Pecten* and *Cardium*; (2) the plates are formed by the retinophorae under the rods, as in *Arca*, and not by the retinulae; (3) they are surrounded by a special circle of retinulae, as in *Arca*; (4) in the absence of a red tapetum, the coloring matter is lodged in the plates themselves; they therefore possess the combined functions of argentea and tapetum; (5) the red light from the plates passes through the styles to the crystalline cones, as is shown by examining with the naked eye the red light issuing from the eyes of nocturnal Lepidoptera, in which the pedicels and their red color is specially developed.

The argentea is to intensify the effect of the light, and is therefore best developed in those eyes where it is necessary to obtain a great quantity of light, or in nocturnal, or deep sea animals, which need to economize the light. The presence of the pedicels in nocturnal Lepidoptera indicates a similar function.

The most characteristic thing about the Arthropod eye is its convexity, which has its advantages in an economic arrangement of the peripheral ends of the retinophorae. This arrangement is favored by the hard, chitinous skeleton of the eye, affording a protection for the

otherwise exposed soft parts. The ommateal layer, although divided with great distinctness into several zones, consists (excluding nerve fibres) in the strongest sense of the word of a single layer, since each cell extends from the basal membrane to the corneal cells. The great thickness of the ommateal layer is probably due to the additional strength and firmness thus obtained. The bacilli may be regarded as supports for the pigment cells, and the style, as a similar modification of the retinophorae, whose bacilli have fused to form a hollow tube for the protection of the axial nerve.

If we were asked to arrange a flat layer of cells in the most economic manner, of course with certain limitations, and without changing the size of the outer ends of the cells, we should have to arrange them in a hemispherical mass, the inner ends being reduced in size to fibres. The problem has been solved in the same manner by the Arthropod eye. The greater the number of ommatidia, the greater is the curvature of the surface and the depth of the layer.

It cannot be said that Grenacher, or any of his predecessors, perhaps with the exeption of Schultze who has represented the fibrous markings on the style and calyx, have succeeded in demonstrating anything like nerve endings in the Arthropod eye. To assume, having seen nerve bundles penetrate the basal membrane, that they terminate in this or that place, is a pure supposition and of absolutely no value, until one at least is able to draw some reasonable comparison between the presumable nerve end cells and those in the retina of some other group, where it is known what the sensitive cells really are. That both these criteria have been wanting in the Arthropods is well known. My observations have shown that it is only in the most simple forms of ommatidia that the retinulae produce rods. In all other cases they are the product of the colorless cells or retinophorae. In Arthropods it is the same: the colorless cells with their various parts are the essential elements, the pigment cells, or retinulae of Grenacher, having nothing to do with the formation of the so-called rhabdom. One might discuss the subject, and offer objections to Grenacher's theory, indefinitely, and never come to any more decisive conclusion. Grenacher's whole work hinges upon the supposition that the rhabdoms are secreted by the retinulae which, according to him, form a layer of cells, distinct from those of the crystalline cones. I believe we have proved that the inward con-

tinuations of the crystalline cone cells constitute the »rhabdoms«, in whose formation the retinulae take no part whatever. If this observation alone is correct, the entire results of GRENACHER's work must fall to the ground.

If the retinulae are not the essential elements, what then are? They are the crystalline cone cells, which, morphologically, must be the essential elements, when compared with those in the Mollusca and simple eyes of Arthropods. But besides the morphological necessity for considering them as the essential elements, we have, in addition, a physiological one, since we have proved that in them the nerves terminate, forming that system of cross fibrillae, so characteristic of the Molluscan rods, called a retinidium. There is a third reason for considering the crystalline cone cells as essential elements, for upon their retinidia there is a constant effort to throw the greatest amount of light, often in the form of a perfect image. The structure of the retinidium coincides with that of the Mollusca, in that it consists of successive layers of cross fibrillae, radiating from one or more axial fibres, and uniting with nerves on the outer wall of the calyx. The fibrillae of the retinidium may be supported, as in the rods of Molluscs, in a firm chitinous secretion, the crystalline cone; or the secretion may be fluid, or so inconsistant as to be destroyed or dissolved by reagents, as in *Mantis* and *Musca*. The facts we have enumerated furnish us with entirely new data for comparison, and without further consideration for the present of GRENACHER's views, we will see in what direction they lead us.

It is, of course, no longer possible to compare the vitreous cells of the simple eyes with the crystalline cone cells, or retinophorae, of the compound eye. The undoubted homologue of the vitreous cells, however, is to be found in the corneal hypodermis of the compound eyes: the position and function of both layers point to this conclusion. There is no course open except to compare the two remaining layers with each other. Let us take, for instance, one of the lateral eyes of *Scorpio*, and it will be found, according to GRABER and LANKESTER, that the ommateum consists of ommatidia each one composed of five central, colorless cells, or retinophorae, bearing on their axial faces a cuticular secretion, or rod. The retinophorae are surrounded by two or three circles of pigment cells, or retinulae. Here then the colorless cells secrete the rods, while the pigment cells play only secondary parts. It is exactly the

same in the compound eye; the axial faces of the colorless cells secrete rods which fuse to form a »rhabdom«, the crystalline cone. In some of the simple eyes of Spiders, exactly the same condition prevails, except that the retinophorae are double like those of Molluscs, instead of five-fold like those of Scorpions. This comparison will be made much clearer by referring to the diagrammatic figures on Pl. 32.

Although there appears to be no doubt about the homologies of the compound eyes in Insects and Crustacea, the most difficult problem has not been solved, and that is the relation of the compound eyes to the stemma, and the ocelli of the Myriapods and Spiders. First let us consider the structure of the median, and lateral eyes of Myriapods and Spiders. The question here is, are the lateral eyes double layered like the median ones? Opinions, unfortunately, seem to differ on this point. I believe that both are double layered, and hence morphologically identical organs. If it can be proved in a single instance that, in the lateral eyes of Spiders, or in any of the ocelli of the Myriapods, such as *Lithobius* or *Julus*, a vitreous layer is present, giving rise to the cuticular lens, it is highly probable in the absence of positive evidence to the contrary, that it is always present. We need go no farther than Grenacher's (59) own paper to find this evidence; any one must be hopelessly prejudiced not to see that, in Pl. 20, figs. 2, 3, 4, 5 and 9 of his paper, a nucleated layer must exist between the retina and the lens. But if the corneal lens is formed by a distinct hypodermic layer in one instance, how are we to explain the formation of a lens in the very same, or nearly related, animals without the hypodermis? The simplest and only advisable course is to suppose that it likewise exists in the other forms, but has been overlooked. That such errors of observation are to be expected, will be evident by recalling the conspicuous elements, i. e. the bacilli and the corneal hypodermis, which have escaped notice in the compound Arthropod eye, where the difficulties of observation are far less than in the simple ones. Moreover we have the assurance of Graber that all ocelli possess a vitreous layer. In spite of the torrents of abuse that Grenacher has showered upon Graber for his discovery and misinterpretation of a few extra nuclei in the retina of Myriapods, Spiders and Scorpions, it is tolerably certain, that if Graber has made some unfortunate interpretations, he has also made several accurate and valuable observations concerning structures which have entirely escaped Grenacher. A person who admits that his observations are full of gaps and errors, and who invites criticism with the assurance that it will be thankfully received, should, it

seems to me, treat those kind enough to respond to the call, with consideration, for persons treated otherwise are liable to take offence, and may find more mistakes than was anticipated.

There seems to be very little to choose between the »flüchtige Streifzüge« of GRABER, and the »eingehenderen und genaueren Studien« of GRENACHER. The former has helped out his observations with too much theory, the latter has helped his theory with too little observation. Now since the doctors disagree, it is only left us to choose our own course, picking out, when possible, those facts which seem to point in the right direction. Therefore, in the absence of all positive evidence to the contrary, and possessing a few facts in the affirmative, we will conclude for the present that all the ocelli of Myriapods and Spiders possess a vitreous layer. But the ocelli of Hexapods are undoubtedly homologous with the simple ocelli of Myriapods and Spiders, therefore, they likewise must possess a vitreous layer. Here, also, we have confirmatory evidence, since GRENACHER and CIACCIO have figured the ocelli of *Musca*, and CARRIÈRE, of *Polistes gallica*, with a vitreous layer which we may assume is always present.

But what is the relation between the compound and simple eyes? The evidence and the probability is very strongly in favor of the supposition that all ocelli and compound eyes are dipoblastic; the vitreous layer of one, being homologous with the corneal hypodermis of the other. The compound eye must have originated in one of two ways; (1) by the fusion of many ocelli, or (2) by the modification of a single ocellus.

Let us first form some idea of what the primitive Arthropod eye was like, that we may see in what direction subsequent modification tended to lead it. It is very probable that the ancestral Arthropods, like many Annelids of today, were provided with numerous invaginate eyes situated upon both sides of the head. By the deepening of the cup and ingrowth of the lips, a closed optic vesicle was formed; the entire organ consisted of three layers[1] (Pl. 32, fig. 141); (1) the thick inner wall of the optic vesicle, the retineum; (2) the outer wall, or vitreous layer, secreting the vitreous body; (3) the corneal hypodermis, producing the corneal lens, when one was present.

The central eyes of *Scorpio* (LANKESTER, Pl. 32, fig. 145) and those

[1] We shall not consider the connective tissue fibres which may intervene between the corneal hypodermis and vitreous layer, as a distinct layer.

of certain Spiders (Grenacher) seem to be formed of three layers; the middle fibrous one probably represents the outer wall of an optic vesicle together with the connective tissue layer. In *Peripatus* all four layers are present (Pl. 32, fig. 142). In these primitive eyes, it is probable that the retinulae were reduced to cover cells, while the retinophorae alone gave rise to the rods. Judging from the structure of the cells and rods as seen in the simplest larval ocelli, i. e. *Phryganea*, it is probable that the retinophorae were very similar to those of the Mollusca and Worms (Alciopidae), i. e. composed of double cells and double rods (Pl. 32, fig. 141); from such a simple retina, or retineum, the more modified Arthropod ocelli have originated. The modification was in two directions: (1) an increase in the number of optic vesicles, accompanied by a reduction in the number of ommatidia, which at the same time acquired additional size and complexity; and (2), a decrease in the number of vesicles, accompanied by an increase in the number and complexity of the ommatidia. That the optic vesicles may vary in number is sufficiently shown by the Mollusca and Worms. Changes in the number of eyes are always accompanied by variations in structure. The lateral ocelli of *Limulus* may be regarded as optic vesicles whose inner wall has been reduced to an ommateum containing but one ommatidium. A comparison with an ommatidium of the ancestral eye will show how far the specialization has been carried; one sees that the retinophorae of each ommatidium have been increased to 10 in number, while upon their axial faces are formed the rods. The changes, then, undergone by the lateral eyes of *Limulus* were an increase in the number of ocelli, with a conversion of the ancestral retineum into an ommateum, the rods being transferred from the apices of the retinophorae to their axial faces. The number of ommatidia was then reduced to one, while their retinophorae were increased from two, to ten. In the central eye, the reduction in the number of ommatidia has not proceeded so far, there being about 20 according to Lankester); neither, as we should expect, is the specialization of the individual ommatidium so great, since each one possesses only six or seven retinophorae.

If we seek for some other form, in which the series of changes supposed to have been undergone by *Limulus* has been less extensive, we shall find it in the Scorpions. Here, the lateral eyes have increased but little in number, while there is a correspondingly small decrease in

the number and specialization of the ommatidia. The central eyes[1] only differ from the lateral ones in the larger number of ommatidia, and in the greater development of the vitreous layer; in both, the retinophorae of each ommatidium are only increased to five in number. Both *Limulus* and *Scorpio* must be regarded as diverging in the same direction from the ancestral form, *Limulus* being the more remote.

The Myriapods are characterised by the small number and uniformity of their ocelli. They in this respect approach more nearly the ancestral form. It is in no way clear what the structure of the ommatidia in the Myriapods, is. Graber's observations are not complete enough, while Grenacher seems to have been more intent upon making pretty drawings, than upon elucidating the actual structure of the retina. The observations of both authors are so widely different that it is difficult to select what seems to be the most probable. It would be of great value, in determining the relative position of the Myriapod eye, to show whether the rods are terminal, that is forming a retineum, or axial, forming an ommateum similar to those of Scorpions and Spiders. If the former should prove true, as seems probable, then the eyes of Myriapods would be the most nearly related to the presumed, ancestral form. Whether the lateral, horizontal rods are normal is not certain: it might be supposed that they were really situated on the floor, and assume their horizontal position by a lateral collapse of the vesicle, caused in some way by the reagents; or it is possible that they are not rods at all, but simple stratifications of the vitreous body.

The comparatively small number of eyes in Spiders indicate that they have in that respect not departed very much from the ancestral form. But the most interesting fact connected with them is the differentiation of the ommatidia in the anterior and posterior ocelli. In all the ocelli. here, as in Myriapods, there is an undoubted vitreous layer present. In many anterior ocelli the rods are apical, that is, retain their primitive, terminal position, forming a retineum. In the larger, posterior eyes, there is a tendency for the rods to become axial, forming an ommateum. That this type of retina has not departed far from the original condition, is shown by the primitive double rods, and consequently, the double retinophorae. The manner in which a double.

[1] Of course it must be recollected that both Lankester and Grenacher deny the existence of a vitreous layer in the lateral eyes of Scorpions and *Limulus*, while Graber states that in the former such a layer is present; for theoretical reasons I am obliged to assume that this layer is always present.

apical rod like that of *Pecten, Arca,* or *Phryganea,* may be transformed into an axial cone, like that of the posterior eye of Spiders, is shown in the diagram (Pl. 32, figs. 132—138).

In the simpler eyes, where the retinenm still exists, the retinophorae seem to be formed of double cells; only one nucleus is well developed, the other is probably reduced in size and distinctness, as in Molluscs and in Worms. With the development of axial rods in Spiders, one (or two) nucleus may be found at the outer end of the cells, above the rod, as in the compound eye: in other cases it seems to be below. In spite of the interesting modification of the ommatidia in the anterior and posterior ocelli, there can be no doubt that they represent different phases of morphologically identical structures; the posterior eyes being simply a higher modification of the anterior ones.

In the Hexapoda, we have the most difficult question to deal with; the divergence of structure in the two kinds of eyes is so great that doubt arises as to their morphological identity. The compound eyes whether formed by one modified ocellus, or by the fusion of many, have progressed wonderfully in structure and functional powers. The simple eyes, however, have remained nearly the same; and the presence of a vitreous layer, and of the terminal rods, shows at once their identity with the anterior ocelli of Spiders, and their very slight departure from the ancestral form. But what are the compound eyes? A group of united ocelli, or a modification of a single ocellus? Three classes of facts must be considered in answering the first of these questions: (1) are there any existing stages of such a fusion to be found in the possible, existing ancestors of the Insecta? (2) are there any traces in the perfected eye itself of any ancestral fusion? (3) does embryology give any evidence on this point? On the other hand, the same inquiries may be made concerning a supposed progressive modification of a single ocellus into a compound eye. These two suppositions seem to be the only permissible ones.

First, then: are there any existing stages in the ancestors of the Insects, showing a tendency for the ocelli to fuse into compound eyes? First let us decide upon the possible ancestral forms. There are *Limulus,* Scorpions, Myriapods and Spiders. The first two may be excluded, since we have shown that they diverge from the ancestral forms in a direction diametrically opposite to that of other Arthropods. There are then remaining Myriapods and Spiders as possible ancestors of the Insecta.

What, now, would be the indications that a fusion of the ocelli, to

form a compound eye like that of Insecta, was taking place? We should expect an increase in the number of ocelli, accompanied by a reduction of each retineum to a single ommatidium with axial rods. There does not appear to be any evidence of this kind in either of these groups. The ocelli are not numerous; they remain perfectly distinct, each one surrounded by its basal membrane, and provided with a single optic nerve; the retineum shows no traces of reduction to a single ommatidium; and the rods are apical. In Spiders there is much less evidence of such changes than in Myriapods. In the latter group, *Scutigera* promises to give a solution to this problem. Whether its systematic position is beyond doubt, remains to be seen. The observations of Grenacher alone are too uncertain to decide the question, and besides it would be exactly as difficult to suppose, with our present knowledge of the subject. that the eye of *Scutigera* was formed by the union of many ocelli, as by the modification of a single one. Therefore, in spite of the interest that must centre upon a more accurate knowledge of its structure, we must leave it for the present, and be satisfied with more definite evidence.

(2) Is there any evidence in the compound eye itself, that it was formed by the fusion of ocelli? If such had been the case, we should expect to find around each ommatidium some trace of the connective tissue capsule which formerly surrounded the ocellus. In some of the simpler compound eyes, where we may suppose that the modifications of the ocelli have been less extensive, we should surely expect to find some indication of this membranous capsule, a structure which, by its almost universal presence in the isolated eyes, could not be so quickly disposed of in the aggregate condition. Around each ommatidium there is, however, not the slightest trace of any capsule arising from the basal membrane, nor is there any infolding of the same, which might be interpreted as a remnant of the basal membrane belonging to a primitive ocellus! But even if we suppose that such infoldings once existed and have now disappeared, we surely ought to find some trace of the original arrangement of the ommatidial cells in isolated groups. The circular arrangement of the retinulae around the retinophorae is a very ancient one; and, as we have seen, the position of the cell-ends upon the basal membrane is very constant, and furnishes a valuable key to the relation of the circles of retinulae to the retinophorae. If, then, each ommatidium is to be regarded as the remnant of an ocellus, the position of the cell-ends, which furnish us with the safest evidence, should show

some traces of their primitive arrangement upon restricted areas of the compound basal membrane. But our studies upon the basal membrane of *Penaeus* have shown just the opposite of what we should expect, provided the supposition was correct, for we have proved that the inner ends of cells belonging to neighboring ommatidia, instead of forming isolated groups, intermingle with each other in such a way that, unless one followed the cells from each ommatidium inward, it would be impossible to say whether they belonged to the same, or different ommatidia! We have, moreover, seen that in the Spiders and Myriapods each ocellus receives a special nerve branch. Now if each ommatidium represents an ocellus, it should also receive a single nerve branch, going to its cells alone. But this is not the case, for I have shown that in *Penaeus*, although the number of nerve bundles is equal to the number of ommatidia, each nerve bundle breaks up into several smaller ones going to four different ommatidia!

As far as the third question goes — Does Embryology show any evidence of fusion? we are not in possession of any very important evidence. Neither my own observations, which in this direction have been very scanty, nor those of others, have shown any indications that the compound eye was formed by the fusion of ocelli.

We have now to ask the same question concerning the progressive development of a single ocellus into the compound eye, and then, by weighing the evidence for, or against each supposition, we may be able to arrive at some conclusion.

Do we find any evidence in the ancestors of the Insecta of transitional stages between a simple and a compound eye? In Myriapods the answer is short: all eyes are alike, and are the simplest form of simple eyes. In Spiders, the anterior ocelli retain their primitive, undifferentiated condition, and the percipient elements form a retinenm; but in the posterior eyes the ommatidia have undergone a series of changes towards a higher form. But what are the changes necessary to convert a primitive ocellus into a compound eye? In order to simplify matters, let us first determine what the simplest condition of the compound eye is. The presence of the corneal facets in certain higher forms, only, of Insects and Crustacea indicates that they are of late origin; moreover the presence of a thick corneal hypodermis, and the absence of corneal facets in such animals as *Branchipus*, the Isopods, Amphipods and many Insects, show this condition to be a primitive one. The retinophorae are usually four in number, but we have seen in *Penaeus* and *Galathea*

that one of the planes of division is more distinct than the others, and that the inner ends of the cells show traces of a paired arrangement. We interpret these facts as indicating that the present, quadruple retinophorae were originally double; and in fact we do find certain Crustacea, the Amphipods and Isopods, in which the paired arrangement is a permanent condition. The majority of these simpler eyes form flattened, or slightly protuberant, surfaces containing but few ommatidia. An eye with the following features could, then, be considered as one of the least specialized and primitive forms of the compound eye: a facetless cornea; a thick corneal hypodermis; a small number of short ommatidia containing double retinophorae provided with two, large, axial rods which form a nearly terminal crystalline cone; SEMPER's nuclei may be above or beneath (*Musca*, HICKSON) the retinidia; and finally, the entire ommateum forms a nearly flat surface. How, then, does such an eye compare with the lateral ones of Spiders? It seems to me that the resemblances are so striking that they hardly require enumeration. In Spiders, the terminal rods have become axial, forming a double refractive body homologous with the crystalline cone; in some cases, one or two (?) nuclei have shifted their position so as to lie above the rods. That the apical position of the nuclei, above the rods, in the compound eye, presents no morphological difficulty, is shown by the frequency with which their position is changed in Spiders, sometimes being above, and sometimes below the rods. In the simplest ocelli with terminal rods, the retinulae form a single, or probably, at most, a double zone; with the formation of an ommateum by the development of axial rods, the retinulae show a strong tendency to form two or three zones surrounding corresponding parts of the retinophorae. GRENACHER has not described any nuclei in the retina of Spiders, except those of the retinophorae; but we may be sure that the pigment is deposited in distinct cells, just as in Scorpions and *Limulus*, whose nuclei have been overlooked by GRENACHER and misinterpreted by GRABER. In Spiders, as has been shown by LANKASTER and BOURNE for *Scorpio* and *Limulus*, the outer and middle nuclei of GRABER must be referred to an outer and middle (and inner?) row of pigment cells, or retinulae! Then each ommatidium of the middle eye of Spiders would consist of a double retinophora with axial rods surrounded by two or three circles of retinulae (Pl. 32, figs. 137 and 146). Such an ommatidium agrees, in all essential respects, with an ommatidium of a compound eye like that of *Gammarus*. The only change necessary to convert

a lateral eye of Spiders into a compound one, would be to reduce the thick lens to a thin cuticular layer, and decrease the depth of the ommateal cup; or, vice versa, to change an eye like that of *Gammarus* into an ocellus, we have only to increase the thin corneal cuticula into a thickened cuticular lens.

To recapitulate: we have answered, as nearly as possible, the six questions proposed above. To the question: Does (1) comparative anatomy, (2) histology or (3) embryology give any evidence of a present, or past, fusion of ocelli to form a compound eye, we are obliged to answer, no; even a very thorough study has proved that just those features are absent that ought to be present, provided any fusion had taken place! (1) We find no traces in the possible ancestors of the Insects and Crustacea of a union of ocelli, that could lead up to the present compound eye. (2) We find no evidence in embryology, or in the simple forms of compound eyes, of any fusion of elements; the faceted cornea, which on this supposition, i. e. that of fusion, should represent the primitive condition and should therefore be found in the lowest types, is on the contrary a highly specialized condition only found in the higher forms, and is entirely absent in the lowest. (3) Careful study has failed to reveal the presence of any structural peculiarity, such as envelopes for the ommatidia, arrangement of their cells, structure of the basal membrane, or of innervation, which could in any way be interpreted in favor of such a supposition. In fact the evidence is all against such a mode of thinking.

On the other hand, our questions concerning the supposition that a compound eye is formed by the progressive modification of a single ocellus have received the following answers: (1) we do find stages in the Spiders where a single ocellus has developed into an organ that only insignificant changes would suffice to convert into a compound eye like that of Amphipods and Isopods; (2) embryology shows that the very thin and degenerate (shown by faint staining of nuclei) corneal hypodermis of the more specialized compound eye, assumes, in the larval stages, a greater proportional development, rendering its homology with the important corneal, or vitreous layer of the ocellus more intelligible; (3) we find a complete identity in all essential parts between the ommatidia of a compound eye and those of an ocellus.

When to all this evidence against the first supposition we add that obtained by comparing all the fundamental changes necessary for the conversion of a group of ocelli like those of the Myriapods into a compound eye like that of Insects and Crustacea, and the disappear-

ance of all evidence of such a change, — with the slight modifications necessary to convert an ocellus like the lateral one of Spiders into a similar organ, the evidence in favor of the latter supposition is so strong that there is no course left but to adopt it.

We have, therefore, arrived at the following conclusions: (1) that the ancestral forms of all Arthropods were probably provided with a small number of eyes placed on each side of the head: (2) these eyes consisted of closed optic vesicles, formed by invaginations lying close beneath the hypodermis, which formed a continuous layer over them; (3) the deep wall of the vesicle formed a retineum, similar to that of Worms and certain Mollusca, composed of colorless, double retinophorae, bearing terminal rods and containing an axial nerve fibre; each retinophora was surrounded by circles of rodless pigment cells; (4) the outer wall of the optic vesicle secretes a cuticular, vitreous body, similar to that found in the optic vesicle of Worms (Alciopidae) and Molluscs (*Fissurella* etc): (5) the hypodermis overlying the optic vesicle (corneal hypodermis) gave rise to a lenticular thickening of the cuticula, the lens. Such a primitive form, which closely resembles typical Molluscan, and Worm eyes, has undergone no great modification in the simpler ocelli. In general, the modification has been in two directions: (1) an increase in the number of ocelli, accompanied by a decrease in the number of their ommatidia: this is in turn accompanied by an increased complexity of the ommatidia; and (2), a decrease in the number of ocelli accompanied by an increase in the number and complexity of the ommatidia. The condition of the lateral eyes of *Limulus* indicates that the development of axial rods, in place of the terminal ones, was the first step in the modification of the ommatidia. Afterwards, came a decrease in the number of ommatidia with an increase in the number of retinophorae.

According to this description, then, the median eyes represent a less modified condition of the archaic eyes, than the lateral ones. The eyes of *Limulus* represent the extreme modification, in this direction, of the ancestral one, while those of *Scorpio* have progressed in the same direction, but have stopped at an intermediate point. Lankester regards the lateral eye of *Limulus* as a »monostichous, polymeniscus« eye, and therefore a modification of a single ocellus into a compound eye. I am, on the contrary, as has already been said, inclined to regard it as a group of ocelli, whose ommatea are reduced to single, complex

ommatidia. This is therefore just the opposite to what takes place in the higher Arthropods, where a compound eye is due to the modification of a single ocellus. I am conscious that the opponents of the latter view might see here a contradiction, and could urge with some plausibility that, if the lateral eye of *Limulus* is due to an aggregation of many ocelli, it furnishes just the illustration desired to show that the faceted eye was produced by a similar, but more extensive series of changes. But we have already given reasons for believing that the changes undergone by the eyes of *Limulus* would never lead up to a typical compound eye, — in fact their development has been in a diametrically opposite direction — and that the resemblance is of the most superficial and insignificant nature.

The condition represented by the eyes of *Limulus* and *Scorpio* is as far removed from the primitive type, as are the compound ones of Insects and Crustacea. But this condition is attained by a great reduction in the number of ommatidia without a corresponding increase in their functional powers. When we compare the direction of their development with that of the ocelli which give rise to the compound eyes, we must admit that, if the development of the latter is upward, towards organs of greater structural complexity and functional activity, then the former are tending in the opposite direction, downwards, towards greater structural simplicity and less perfect functional activity.

In the Myriapods, the eyes have remained nearly stationary: there has been no great change in the number of ocelli, or in the condition of the ommatidia, which retain their primitive characteristics, in that their rods are terminal and form a continuous layer, a retineum.

In the Spiders, most of the ocelli have likewise remained nearly stationary, the ommatidia forming a retineum; others, the posterior eyes, have undergone important changes, not so much on account of their extent, as direction. These changes carry such ocelli nearly to the level of typical compound eyes. The changes consist in the development of double, axial rods, terminal nuclei for the retinophorae, and two or three (? circles of retinulae, an outer (middle?), and inner one. The primitive, double retinophora is in direct contrast with the 5 and 10 fold retinophorae of *Scorpio* and *Limulus*. To change such an ocellus into a compound eye, we have only to reduce the corneal lens to a thin layer and flatten the ommateum. A necessary result of these changes would be a more perfect isolation of the retinophorae, and consequently a better development of the retinulae. A compound eye being once formed, it is further perfected by the development of a corneal

facet, or lens, for each ommatidium; the number of retinophorae increases to four, and two well defined and constant circles of retinulae are developed, an outer row surrounding the cone, and an inner one, the stalk of the retinophorae, or the reflector when one is developed. The circles of retinulae may increase, in certain cases, to three or four.

It will be seen that, as far as the conversion of a so-called double layered ocellus, or stemma, into the compound eye is concerned, I agree more with LANKESTER than with GRENACHER; but there the resemblance ceases; LANKESTER has, in other respects, followed GRENACHER in regarding the crystalline cone cells as homologous with the corneal hypodermis of the simple eyes. In confirmation of his supposition, LANKESTER alleges that there is a tendency in the simple eyes to become retinulate; this is especially true in regard to Scorpions, and upon this fact he seems to base his conclusions. As we have shown, this statement is true not only of Limulus and Scorpions, but is likewise the case in all eyes, since all are formed of ommatidia showing a greater or less amount of segregation. The relation of simple eyes to compound is not shown by a greater or less degree of retinulation, since this is carried nearly to its extreme in such remote forms as *Limulus* and *Scorpio*, but by the position and number of the rods, which tend to become axial, giving rise to the crystalline cone of the compound eye.

LANKESTER has introduced a number of terms which we cannot accept. The term »nerve end cells«, if my observations are true, is not logical, since every cell is supplied with nerves; we can only distinguish the manner in which they terminate. If we reject the term »nerve end cells«, we must do the same for the term »perineural cells«. The primary division he would make into »monostichous« and »diplostichous« is no more appropriate than the terms simple and compound eyes, or ocelli and faceted eyes. It is, firstly, extremely doubtful whether a »monostichous« Arthropod eye exists; and, secondly, many of the so-called »diploblastic« ones are in reality three layered, as in Scorpions (GRABER), and Spiders (GRENACHER). All organs tend to vary in certain directions, dependent primarily upon the primitive structure of the organs in question. To know what those directions are we must know the structure of a few specialized forms, and how they differ from the primitive ones. I have endeavored to find these factors in order to found a new method of classification. I have shown, with a certain show of reason, what the original structure

of the sensitive layer, and the general structure of the eye, was. It is supposed that the primitive Arthropod eye was formed of three layers (Pl. 32, fig. 141), and that all other forms are modifications of this type. Even if we admit that this supposition is true, our knowledge of these layers is too small to be used at present with any effect. Although not of primary importance, the evidence obtained from a study of these three layers may be used in conjunction with that obtained from a knowledge of the ommatidia, which must be regarded as the elements possessing the greatest classifying value. Upon them, I believe, must be founded the classification of all eyes, and not upon the number of layers, or upon the lens, or any similar part of equally small, physiological, or morphological value. LANKESTER's term retinulate, signifying »an ommateum in which the nerve end cells are segregated to form definite groups, or retinulae«, is not admissible, since it is founded upon a wrong conception of the structural elements of the eye. All eyes are retinulate in this sense, since they consist of ommatidia formed of compound retinophorae surrounded by pigment, or ganglionic cells.

The term »vitreous body« is a bad one, since he uses it to designate a layer of cells, whereas the term has already been universally used to designate a non-cellular, vitreous secretion. Moreover he applies it to »the anterior cell wall of a diploblastic ommateum«; it is certain that in the compound eye this layer (the corneal hypodermis) does not secrete any vitreous body, but gives rise to the corneal facets alone. It is also extremely probable that the homologous layer in the stemma and ocelli, or the vitreous body (which ought to be called the corneal hypodermis), likewise gives rise to the corneal lens, but to no vitreous secretion; this function is performed by the outer wall of the primitive optic vesicle, or by the median of the three ectodermic layers. To this layer, which is entirely absent in the compound eye, I have given the name vitreous layer, and to that immediately underlying the corneal cuticula, that of corneal hypodermis; the latter cannot fail to be present in all Arthropod eyes, possibly with the exception of certain Crustacea, such as Copepods, Cladocera etc. which we have not included in any of our previous statements.

We cannot recognize the term »vitrella«, or »a group of cells of a vitreous body which has become segregated in correspondence with the segregation of the retinal body and of the lens«, since it is founded upon what we consider to be a false conception of the structure of the compound eye.

There is no necessity for regarding some eyes as »exochromic«, and others as »autochromic«, since there is no evidence to show that pigmented mesoderm cells have forced their way through the basal membrane into the eye; neither can it be shown, as any inducement for the supposition that there are two kinds of pigmentiferous cells in the eye, that they owe their origin to two different sources. LANKESTER moreover carries this supposition to an absurd degree, in stating that such mesodermic cells have wandered through the basal membrane, forcing their way between the retinulae, then through a second membrane, and finally between the crystalline cone cells, in order to surround them with pigmented ones in a manner to correspond to the arrangement of the retinulae around the rhabdoms.

Moreover the pigment cells are the most ancient elements in the eye, older even than the retinophorae, and their origin, as well as that of the retinophorae, is always ectodermic. It follows, then, that I cannot accept his division of eyes into exochromic, and autochromic, since according to my views such a division is not consequent.

It must be borne in mind that I have not attempted to draw any inference, founded upon the structure of the eyes, in regard to the genetic relationship of the different groups constituting the Arthropods. I have simply made what seemed to be a reasonable supposition as to the primitive Arthropod eyes, and have attempted to show how far, and in what direction, the eyes now known diverge from this ancestral form. Whether this evidence will be of any phylogenetic value, I am not prepared to say. A verdict can only be rendered after a careful study and comparison of all other evidence entitled to consideration.

A superficial examination of the eyes of Copepods and Cladocera shows at once a resemblance between the crystalline body, — not the cuticular lens which is sometimes developed, — and the crystalline cone of the compound eye. If this resemblance is more than a superficial one, we might attribute to them a similar function. Our knowledge of the structure of these eyes is too vague to allow of any speculations concerning them. But if it could be proved that the ommatidia were separated from the cuticula by a layer of cells, then there would be ground for believing that they represent modified invaginate eyes in which the retineum was reduced to one, or a small number, of ommatidia. On the other hand, it is possible that they may represent single, or small groups, of isolated ommatidia which, without separation from the primitive hypodermis, have reached their present condition.

Considering the fact that the retinophorae in Mollusca are double,

and contain a highly developed, and an aborted, nucleus, we must admit that the possibility of regarding the phaosphere, found in *Euscorpius Italicus*, by LANKESTER, as an aborted nucleus, is not so remote as he would have us believe. I have omitted this factor in my deduction, for the sake of simplification: for, even if it were so, it would not materially alter the conclusions at which we have arrived.

It was not until I had definitely decided, by comparison, what must have been the character of the primitive Arthropod eye, that my attention was called to the eye of *Peripatus* as described by CARRIÈRE. This type of eye resembles so perfectly the presumed ancestral one that either might be regarded as the primitive form.

This conception, then, is of double value, firstly, because, according to it, all the various forms of Arthropod eyes (with the exceptions already mentioned) may be regarded as modifications of a single, primitive type, exactly like that found in the most primitive Arthropod; secondly, because the so-called Molluscan eye of *Peripatus* is no longer remarkable on account of its dissimilarity with other Arthropod eyes, but, in fact, is completely identical with what we have good reason for supposing is the primitive Arthropod eye.

In the Crustacea, the number of cephalic eyes is never so great as that often found in the Insecta, and in by far the majority of cases is limited to two. There is seldom more than a single, median, larval eye, probably representing a fusion of two paired ones, which are very rarely retained in the adult.

Euphausia is remarkable on account of its numerous, segmentally arranged eyes, or luminous organs, as SARS[1] considers them. Through the kindness of DR. PAUL MAYER, I have had the pleasure of examining some very carefully prepared sections of these organs. I hoped to give a more complete description of them, but that must be reserved for some future time.

SARS states that there is no reason to consider them as visual organs, since their structure is not like that of eyes in general. I cannot agree with him to this respect. I do not think SARS examined the eyes by means of sections, without which it would be extremely hazardous to form an opinion. The sections I had the pleasure of studying showed a complete agreement in essential characters with the visual organs of other animals. The lens is separated from the exterior by a double layer of cells, and is suspended in a well-developed

[1] Report on the Schizopoda collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. in: Challenger Reports Vol. 13, Part 37, p. 70—72, Pl. 12.

(muscular?) band. The retina is nearly hemispherical, and contains a deep row of large nuclei and a superficial layer of more numerous, smaller ones. According to Sars' description, this layer should contain bright red pigment, although in the preparations I examined the cells were colorless, the pigment having been extracted by the reagents. The cavity of the optic cup is almost completely filled with a mass of rods (Sars' »flabelliform bundle of fibres«), which are remarkable on account of the long, vertical, median rods, and the shorter, horizontal ones, on the side walls of the cup. Beneath the retina is an extraordinarily thick, (laminated) layer, or argentea, nearly hemispherical, and remarkable on account of the uniformity in the thickness of its peripheral and central parts. The great development of the lateral rods, and of the peripheral part of the argentea is a correlated and dependent condition, probably due to the great amount of lateral light reflected by the peripheral parts of the argentea upon the lateral rods. The vertical rods probably receive the direct vertical rays from the lens, and the same a second time after their reflection by the underlying argentea. The general tendency has been to regard these remarkable organs as eyes, on account of their evident similarity to them, though Sars has come to the conclusion that they are not eyes, but luminous organs. But let us consider what a luminous organ is, and how it originated. It certainly must be of some decided advantage to the animal, else it could never have originated. It is extremely improbable, if not impossible, to suppose that such highly complicated organs could have been developed by a series of gradual changes, for the purpose of frightening other animals. Besides luminosity is too common to suppose that it would affect any nocturnal animals — the only ones to be frightened by it. They could not serve as sexual attraction, since they are present in both males and females. It is extremely improbable that they could have originated as luminous organs, to be used as a help in capturing prey. It is only possible to suppose that their luminosity was a newly acquired property, originally, only a secondary, or incidental one. For instance, it would be very easy for an eye, with a well developed tapetum and lens, to be transformed into a luminous organ, provided the rods, or some other substance in the optic vesicle, as the vitreous body, should acquire highly phosphorescent properties; the lens and concave argentea would then act like a miniature dark-lantern, in which the phosphorescent substance is the light, the argentea, a concave reflector of the most perfect description, and the optic lens, the bull's eye lens of the lantern. If such a transformation took place,

the rods and histological structure of the retina would necessarily undergo degeneration, and no longer function as sense organs; hence their nervous supply would almost entirely disappear, a condition which has, apparently, not been realized. But the difficulty in the way of such a supposition is to point out any purpose in such a change, or any adequate advantage to be gained by the animal; and then we have only doubled the difficulties, since we must still explain how so many accessory eyes were originally developed.

In fact, to suppose that the organs are luminous does not decrease, but on the contrary augments the difficulties to be met in treating this subject, therefore I cannot agree with Sars in considering them as luminous organs, but am compelled to regard them as accessory eyes. It seems to be beyond doubt that they are luminous; but still I desire to call attention to the fact that the proof does not as yet appear to be perfect. For instance, Sars has not said that the eyes are luminous in absolute darkness! It must be borne in mind that the presence of the brilliant argentea would, in certain positions, cause a sudden reflection of any bright object in the vicinity, and thus produce the brilliant flashings which Sars considers voluntary. But in spite of these facts, it appears that the rods, or fibres, are faintly luminous, even when isolated and crushed. But even this does not prove that the structures are luminous organs, since this property is a very common one, found in almost all conditions of matter, living or dead, and in the present instance it could very easily be an incidental property, having nothing at all to do with the use of the organs. I would also like to call attention to the presence of the bright red pigment so characteristic of certain forms of Invertebrate eyes i. e. Cœlenterata, Echinoderms, Molluscs and Worms.

If these bodies in *Euphausia* are not »luminous organs« — that is, if the luminosity is not an essential, but only a secondary and incidental property, — then they are, in all probability, visual organs, or eyes. But how can we explain the presence of so many eyes in this isolated group? It is probably due to one of two reasons, either they are deep sea, or nocturnal animals. But from the »Challenger Reports«, it is evident that they are found in great abundance on the surface, and seldom, or never, at any depth. They are, probably then, nocturnal, and this fact has led to a great development of ommatidia in certain regions, giving rise to the eyes as we now see them. The enormous development of the argentea is an evidence that they are constructed for an economy of light impressions, just as in *Pecten*, and

in those nocturnal, or deep sea fishes, which are so universally supplied with reflecting surfaces.

I must anticipate the theoretical remarks to be given in the fifth chapter, in order to say that I regard these bodies as organs adapted for the absorption of light energy, rather than for the perception of objects. These accessory organs may with propriety be called eyes since, originally, all eyes had such a function, and may still have it even in the more highly perfected forms.

The careful and valuable studies of Grobben (55) upon the eyes of Phyllopod Crustacea, have shown that in this group the lateral eyes are overgrown by a double, membranous fold, in some cases enclosing the eye in a complete sac, which in other instances remains open. He regards these folds as protective, and considers that they are not developed in *Branchipus*; but the fact, as I have shown, that the latter genus is supplied with a corneal hypodermis, would indicate that a similar fold was present in the embryos. If this is so, we must suppose that the hypodermic folds over the Cladoceran eye represent the corneal hypodermis of the higher Crustacea, and that the folds have a deeper phylogenetic signification than has been supposed. The resemblance between this folding of the hypodermis, and the invagination to form what I have considered as the primitive Arthropod eye, is so striking that one cannot fail to notice it. But on the other hand the resemblance may be a superficial one, and we should not be warranted in regarding it as having a phylogenetic meaning, without a more accurate knowledge of the eye in this group of Crustacea.

Development.

I can see no reason for supposing that the development of the visual organs of Arthropods should be any different, in principle, from that of Molluscs. Carrière states, on the authority of Kennel, that the eyes of *Peripatus* are formed by the modification of invaginated, and in the early stages, open-mouthed, optic cups. The strongest objection that can be urged against the supposition that all Arthropod eyes are modifications of primitive optic vesicles is that embryology gives no evidence of such an invagination. Although the embryological evidence is very scanty and entirely confined to the compound eyes, it is pretty certain that in most, if not all, compound eyes, there is no trace of an invagination; but this ought not to be an insurmountable objec-

tion, since such processes are often omitted. In *Pecten*, where it is pretty certain that the eyes were formed by the modification of invaginated cups, ontogeny gives no indication of such a process. If it is once agreed that the compound eye is a modified ocellus, then the safest course would be to study the development of the simplest and most primitive ocelli. It is needless to say that this has not, as yet, been done. Basing our supposition upon the facts obtained in the Mollusca, concerning the development of ganglionic cells in general, and of nerve branches, or nervous centres of sense organs in particular, we are compelled to apply the same principles to the Arthropod eye, and although we have no such embryological evidence, the same method of nerve endings i. e. intercellular nerves, — in the most primitive condition, reaching to the outer extremities of the cells, — furnishes very good reason for supposing that the ontogenetic and phylogenetic development of nerve cells must be essentially the same in the two groups under consideration. If, then, this is true, we can no more admit that, in Arthropods, the sense cells and their nerve ends are outgrowths from the brain, than in the Mollusca, unless we suppose a case analogous with that found in the Vertebrates, where a part of the brain, originally external, has become evaginated to form a retina with inverted rods. This supposition, however, will not apply to the Arthropod eye, even leaving other difficulties out of consideration, because the rods are not inverted.

The observations of Bobretzki are founded upon the supposition that the crystalline cone cells and the retinulae form two distinct layers, and he was therefore led to mistake the corneal hypodermis — not knowing of the existence of such a layer, — for the crystalline cone cells. I have myself had the opportunity of making sections of some young lobsters' eyes in a comparatively late stage of development, and found that the corneal hypodermis was then much more highly developed than in the later stages. This fact would also explain why Bobretzki has asserted that the outer ends of the crystalline cones are surrounded by four cells, believed by him to be identical with the nuclei of Semper (Balfour, Vol. II, p. 397). If the development is the same here as in the Mollusca, the following must be the processes undergone: (1) a thickening of the cephalic hypodermis, giving rise by cell proliferation to two layers, an inner one, the brain, and an outer one forming the permanent hypodermis; that part of the brain arising from the seat of the future eye gave rise to the optic ganglion, which is never entirely separated from the seat of its

origin: (2) that part of the hypodermis from which the optic ganglion originated again becomes thickened and divides into two distinct layers, the outer one forming the corneal hypodermis, and the inner, the ommateal layer, consisting of the retinophorae surrounded by their circles of retinulae. I must insist that, if the description I have given of the structure of the compound eye is correct, then it is impossible for the sense cells, either the so-called retinulae of Grenacher with their rhabdoms, or the retinophorae, to have reached their present position, as outgrowths of the brain. This mistaken conception is undoubtedly due to the close proximity of the ommateal hypodermis to the brain, and to their common point of origin. The mesodermic ingrowth, between the inner, hypodermic, and the outer, neural layer did not, in all probability, give rise, as Bobretzki believes, to the pigmented cells and perforated membrane (the latter has no existence) between the crystalline cone cells and the retinulae, but to the often pigmented mesodermic cells between the basal membrane and the optic ganglion.

Weismann (49) and Carrière (19) have likewise shown that the entire optic layer arises from a hypodermic thickening, and not from any outgrowth of the brain.

Vision in the Compound Eye.

The facts which I hope have been made clear in the preceding pages necessitate a modification in the supposed process of seeing in the compound eye, as advocated by Grenacher, — the so-called Müller's Theory of Mosaic Vision.

The facts which bear on this point are the following:

(1) I have shown that the so-called rhabdom of Grenacher has not, in any case examined by me, the structure he has ascribed to it.

(2) The rhabdom does not owe its origin to the pigment cells, or retinulae.

(3) What Grenacher regards as a highly specialized rhabdom (or the pedicel), that should consequently possess the greatest sensibility as well as greatest number of nerve fibres, is, in fact, entirely devoid of those nerve fibrillae which we have shown to be the light percipient elements.

(4) A more accurate knowledge of their structure (the rhabdoms) shows that they can in no way be regarded as homologous with

those bodies, or rods, known to be the percipient elements in other animals.

(5) According to GRENACHER'S theory, the retinulae and rhabdoms must form a cell layer, distinct, in the strongest sense of the word, from that formed by the crystalline cone cells; that this is not so, can be proved by the most conclusive evidence, showing that the three circles of retinulae and the crystalline cone cells form a single layer.

(6) According to this theory, no adequate explanation can be given concerning the function of the corneal facets and crystalline cones.

(7) According to this theory, the crystalline cone cells must be homologous with the vitreous layer of the simple eye. It is then impossible to account for the crystalline cones, the presence of pigment cells, or the grouping of the crystalline cone cells in fours, — not the slightest trace of any of these structures being found in the vitreous layer of any simple eye.

(8) According to GRENACHER, the rods, or rhabdoms, are secreted, in the compound eye, by the retinulae, or pigmented cells; this is directly opposite to what is found in the immediate ancestors of Insects, and, in fact, in all the higher Mollusca and Worms, and probably in the Vertebrates as well, where it is the colorless cells alone which give rise to the rods.

(9) This theory entirely ignores the presence in all faceted eyes of a corneal hypodermis, a fact which alone is sufficient to upset the whole series of deductions upon which it is founded.

If these facts are sufficient to overthrow the theory of GRENACHER, they are none the less important in their bearing upon a new interpretation of the structure, morphological signification, and function, of the different elements in the compound eye. The changes these facts necessitated, concerning the origin and structure of the compound eye, have already been alluded to. According to what was then remarked, it follows that the network of cross fibrillae, or retinidium, contained in the calyx of the retinophorae, either with or without a crystalline cone, is the essential element of the compound eye; without considering a great many minor points which militate against all other suppositions, and in favor of this, we shall briefly enumerate the following facts: (1) the crystalline cones, and the cells which bear them, are homologous with the rods and retinophorae in the eyes of Molluscs, and in the ocelli of Arthropods; (2) a series of cross nerve fibrillae can be traced in the crystalline cone, or in the place

where the cone should be when it is absent, exactly similar to those nerve endings in the rods, or percipient elements, of all other animals; (3) in those animals best able to see, the corneal facets are so constructed as to throw a perfect image upon the crystalline cone, or upon the centre of the calyx.

Hence, morphologically, the seat of vision ought to be in the crystalline cones, the necessary nerves are only to be found in the crystalline cones, and finally the most perfect optical conditions are obtained in the crystalline cones; therefore the crystalline cones are the percipient elements!

Accepting this conclusion, there can be but one supposition concerning the result. In those eyes with lenticulate facets, an inverted image of those objects lying within the axis of the ommatidia will be formed upon the crystalline cone. In such forms as *Musca* and *Mantis*, besides many others, there is absolutely nothing to prevent the formation of a perfect image, not upon one or two nerve fibres whose surface is in no wise proportional to the size of the image, but upon a complete and perfect series of fibrillae, whose extension in all three directions is sufficient to receive the whole of any image formed by the corneal lens.

The lack of focal accommodation in the lens is balanced by the depth of the retinidium.

We have already called attention to the fact that the corneal facets are the products of two or four hypodermic cells. The division between the product of each cell is far less distinct (in all but exceptional cases, reduced to almost nothing), than the division between the corresponding facets. These facts indicate that the latter divisions, by the great difference between their refractive index and that of the surrounding cuticula, serve to exclude more perfectly lateral rays of light from each crystalline cone. Even if we accept the conclusions of Exner (61), Grenacher, and others, that the crystalline cone would prevent the formation of an image, that very conclusion necessitates the supposition that in the crystalline cone there would be the greatest accumulation of rays of light! In by far the majority of cases, the shape, consistency and position of the cone is such as to offer no hindrance to the formation of an image. If we add to such cases those in which no crystalline cone is present and where there is undoubtedly a highly developed

visual power, as in the Diptera, the number of cases in which it is even probable that the cone would prevent the formation of an image is very small. On the other hand, in the Flies, there is undoubtedly very sharp vision, and therefore, if the rhabdom is the percipient element, we ought to find the lens and cone highly perfected in order, according to EXNER's supposition, to bring as much light as possible into the extraordinarily small hole at the bottom of the calyx; the cone is, however, entirely absent, but the lens remains, and is well developed: but alone it must be a positive disadvantage, since, with it, only a single, central ray of light can possibly enter the rhabdom; all others, since the focus of the lens usually falls in the middle of the calyx, will fall at a sharp angle on the lateral walls of the calyx, never entering the rhabdom. If the calyx and lens were entirely absent, or were reduced to a thin layer, — a change that could be accomplished with the greatest ease, we may be sure, provided there was an advantage to be gained by it, — many more rays of light could gain access to the rhabdom. But as a matter of fact, only a single ray can, under existing circumstances, enter the rhabdom. Now let us consider the extraordinarily small number of rays, arising from an ordinary sized object, that could enter a corresponding number of rhabdoms, and the faint impressions that these single rays would produce, and we cannot fail to wonder how these imperfect means could, in so many cases, cause such perfect vision. On the other hand I presume the advocates of MÜLLER's theory of mosaic vision would discover, in the presence of the axial nerve fibres which I have shown to be so universally present in the style of the retinophora, a striking confirmation of their views. The presence of a single nerve element in the rods was regarded by the followers of MÜLLER, as the fact necessary for the complete confirmation of this theory. GRENACHER emphasized this point, but finding in many cases six or seven rods, or nerve elements, came to the conclusion that, since they were not large enough to receive any entire image, they must act as a single element, like the rod of a Vertebrate for instance; if he accepts the fact of an axial nerve fibre, a though his rhabdoms disappear, his theory may take a stronger hold than before.

But those, who, on these grounds, would still retain MÜLLER's theory, will have difficulties to contend with, besides those presented by the crystalline cone. Why for instance is it, if only a single ray of light penetrates the rhabdom, and consequently only extends over the axial nerve, that the rhabdom is, in the presumably most sensi-

tive part, so much larger than is necessary; it should only be as large as the axial nerve, and surely not larger in one place than another. Then again the axial nerve, in other animals without doubt, is not the sensitive element, but only the radiating and infinitely smaller fibrillae. In Cephalopods, the axial nerve is entirely protected from the light by a coating of pigment granules. Moreover in all other animals, the rays of light act at right angles upon the fibrillae, and there is no reason to suppose that in Arthropods a different condition prevails; in fact we meet with insurmountable, physiological difficulties, in attempting to imagine the effect a ray of light will produce, acting parallel with a long and large nerve fibre.

Indeed the objections to Müller's theory, as advocated by Exner, Grenacher and Carrière, and almost universally accepted by modern Zoologists, might, in the light of the facts given above, be multiplied indefinitely without coming to any more decisive conclusion. It will be sufficient, I believe, for the present, to allow the matter to rest until the observations, upon which my views are based, shall have been confirmed, or proved to be incorrect.

I must again warn against the interpretation given to results obtained by superficial, physiological experiments upon the Arthropod eye. Such results should be accepted with the greatest caution. The effect produced by any change in the amount of light, or by any object, depends upon the structural perfection of the visual organ, and upon the association of light impressions with the impressions received by other organs. To determine the functional perfection of a visual organ, we must know the entire life history of the animal. How far we are as yet from such a condition is only too evident. Let a person offer a dog a stone, and it would be a mere chance if the dog took any notice of it; this evidence alone would be sufficient to prove, to some people, that the dog was blind. Let our imaginary experimentor present him, after being fed, with a piece of meat, and if no notice were taken of it, he would be certain that the dog was blind. If, on the contrary, the dog had, by chance, been very hungry, the results would have been different, and any person would then come to the conclusion that the dog could not only see well, but could actually distinguish between things that were fit, or unfit to eat. This simple and perhaps unnecessary illustration will, I think, enforce the statement already made that, in such comparatively simple creatures as Insects and Arthropods, whose actions are almost entirely controlled by so-called instincts, it is

impossible to judge of the effect certain objects will produce, without knowing the relation which they bear to the animal. In other words we should have to know the conditions governing the instincts of the animal. An instinct is a series of causes and effects which may be represented by a formula. Let x be any vibration, as sound, or light; $x.n'.$ the nervous vibration caused by the first; and $n.m.....$ the muscular contractions caused by the same; then, providing $x.n'.$ always causes the same muscular contractions, all that is necessary to cause $x.n'.$, $n.m.$ is x; but the potentialities $x.n'.$, $n.m.....$ are inherited, while x is a constant, external factor. The experimentor has the quantities n', the sense organ; n, the nerves; and m, the muscle, given; in order to produce the sequence $x.n.'$, $n.m.....$, he must select the factor x, and without a previous knowledge of the sequence to be produced, it will be a mere chance if he choose correctly.

If the sequence of muscular contractions, $n.m.....$, produced by any external factor, is short, we have a reflex action. If the sequence is long and complicated, we have an instinct.

It has been said that in all those compound eyes with lenticulate facets, an inverted image of external objects will be thrown upon the crystalline cones, but it does not at all follow that an image is perceived. As I have already remarked, an image is an incidental result of the concentration of light upon a given area. The perception of form is due to constant association with the sense of touch; it is not improbable that the perceptions in Arthropods may be due to a combination of the sense of sight with that of smell, hearing, or of motion. The perception must depend, also, upon the structure of the nerve centres to which the sensations are conducted, and upon the quality of the nerve fibrillae upon which the vibrations act. If the facts we have stated, in regard to the constant origin, up to certain limits, of ganglionic cells from sense organs, be true, then it follows that the nervous quality of their nerve fibrillae must be improved with age, or use.

The great mistake in discussing vision in compound eyes is to suppose that all have a similar degree of functional perfection, simply because they are similarly constructed. It is only necessary to direct attention to this point, in order to show how essential it is. So far as we know, the eye of an ant, as far as its structure goes, is nearly as well adapted for seeing, as that of a fly; but the latter sees exceptionally well, while, according to Sir J. Lubbock, it is extremely doubtful whether the former sees at all. The difference may be due, in a small

degree, to the greater number of ommatidia in the eye of the fly. but it is probably due in a much greater degree to the difficulty of inventing satisfactory methods of experimentation.

It seems as though GRENACHER had sought refuge under the shadow of MÜLLER'S genius for the propagation of some theory of vision that would go with his own observations. I must confess that I cannot see any evidence of extraordinary brilliancy in MÜLLER'S celebrated Theory of Mosaic Vision; his genius has, however, been ample to protect, even up to the present day, his »geistige Lieblingskind« as GRENACHER calls it.

A necessary deduction from the theory of mosaic vision, and one which MÜLLER himself recognized, has, apparently, been forgotten by GRENACHER in his discussion of vision in the compound eye. MÜLLER says, as GRENACHER has quoted, »Die Insecten sehen weder nach dioptrischen noch nach katoptrischen Gesetzen, sondern bloß durch eine nähere Bestimmung der Beleuchtung!« I understand, by this rather loose expression, that Insects are only able to distinguish light from darkness, and it cannot be denied that it is a necessary deduction from MÜLLER'S theory. But it is certain that many insects can perceive objects with great precision, therefore the theory cannot be true. If only a single ray of light from any part of a small object — say ten feet distant — entered each rhabdom, then the points of origin of these rays of light would be so minute, few, and far apart, that no perception of form would be possible. On the other hand, if we bring to our aid the crystalline cone and corneal facets, as has been done by EXNER, we would be no better off, since a widely divergent cone of light entering the corneal facet would, by repeated reflection, be concentrated as a confused mixture of light at the apex of the cone, giving absolutely no effect of form, while only comparatively great changes in the amount of light would be perceptible. Moreover a most important point has been neglected by the advocates of MÜLLER'S theory, and more especially by EXNER, in attempting to explain the function of the crystalline cone. Even if we suppose with him that the latter concentrates at its inner end all the rays of light entering it, it is perfectly evident that the repeated reflection will not make the rays parallel. Now the inner end of the crystalline cone in its most perfect condition never reaches the outer end of the narrow pigmented tube in which the supposed rhabdoms are, therefore the rays of light will diverge from the apex of the cone at nearly the same angle

at which they entered, no more rays of light gaining access to the rhabdom than if no crystalline cone was present!

If we make the most generous allowance possible for the theory of mosaic vision, so celebrated on account of its wonderful acuteness of conception, we are at best provided with organs that can only distinguish between light and darkness. But Exner, while admitting that there is probably no perception of form by the compound eye, considers that it is an organ very well adapted to perceive motion. We are not prepared to discuss to any extent what the conditions necessary for a motion-perceiving eye must be. It seems certain, however, that any organ perceiving simply light gradations could never distinguish motions of objects, except when they affected to a sensible degree the amount of light; therefore, in that case, there could be no perception of motion, but only a sensibility to the changes in the amount of light. It seems to be equally certain that to perceive motions of objects, it must be necessary for the light impressions produced by these objects to have some definition; but this is also just the condition essential to the perception of objects! It is extremely probable that the image of an object in motion is more irritant than that of one which is at rest. This is intelligible on the ground that all other sensations, either of touch, smell, hearing, or of slight electric shocks, are much more excitant when interrupted, than when continuous. We may consider that a moving object causes an image to be felt successively on various parts of the percipient surface, causing a vibration of images, so to speak; in an ear, for instance, sound produces a succession of impressions upon the same elements; in an eye the moving object produces a succession of impressions upon different elements. It has not been shown how the compound eye is especially adapted for seeing objects in motion; since having the percipient elements either in a continuous layer, like that of the Vertebrate eye, or isolated, as in Arthropods, cannot affect the principle of the action.

In conclusion, we may say that of two objects of equal luminosity, other conditions being likewise equal, the one in motion would produce a greater nervous irritation than the one at rest, simply because it would cause a succession of interrupted impressions; therefore the animal would be more likely to see the moving object than the one at rest. The transmission of these impressions from one retinidium to another would be as gradual in the compound eye as in that of a Vertebrate, since, (1) the image of any object is, in most cases, not

confined to one crystalline cone, but to several; (2) the retinidium is formed by a set of nerves supplying not only one ommatidium, but several, so that a single impression produced in one would be liable to cause, by sympathy, an impression in the next.

An important, but fallacious argument in favor of MÜLLER's theory was elucidated by him, and strangely enough has been sufficient to support it until the present day. This argument is, briefly, the following: there appear to be but two suppositions possible; either the Insect must see an upright »mosaic image«, or a multitude of inverted ones; but it would be impossible for the animal to rectify all these inverted images in order to see well, therefore the former supposition must be the correct one! MÜLLER seems to have forgotten that according to his adopted theory there is no necessity of inverting the images; because, surely, if the insect could not invert the images, it would still be able to see infinitely better than one, which, according to his theory, was only able to distinguish the amount of light!

MÜLLER also ignored the fact that some Insects are provided with as many as forty simple eyes, the images formed by which must be inverted. Neglecting the last named fact, to which GRENACHER has also called attention, MÜLLER preferred to consider that all Insects, some of which he must have known were notoriously sharp-sighted, are only capable of distinguishing light from darkness, rather than suppose that they could rectify numerous inverted images! But it seems to me that a little consideration will show that there is no more difficulty in this process, than in that performed by Vertebrates. It is a great mistake to suppose that all animals with compound eyes see equally well, or that it is necessary for them to form an idea of a landscape. There is a great difference between the structure of an eye like that of an Ant and that of a Dragonfly, and there is undoubtedly as wide a gulf between their visual powers. But a landscape even could be seen and recognized by means of a compound eye, provided the inverted images were small and very numerous; it would consist of an upright picture, with its general features unchanged, composed of innumerable inverted images. But most of the objects brought into daily relation with insects are small, therefore their images would be formed only on one, or a very few crystalline cones, so that the erection of their inverted images would not present any physiological difficulties.

It would be absurd to assert that Insects or Crustacea could see in this or in that manner without giving specific cases. That, however, we are not prepared to do. But we may say with safety that there is

nothing in the principal upon which the compound eye is constructed to prevent its possessor from seeing with clearness and precision, by means of inverted images, either a landscape or small neighboring objects. There seems to be no reason to deny that many Insects have developed at least one of these faculties to a special degree. On the other hand there seem to be many Arthopods, with well developed compound eyes, which are able to see, but not to perceive objects, or at least only a very few objects, — those with which they are brought into the closest relation. Then again there are probably many Insects which can only distinguish light from darkness. The difference in vision is due more to the powers of association than to variation in the structure of the eye.

Chapter V. General Remarks upon other Groups.

The knowledge we possess concerning the visual organs of Coelenterates is sufficient to warrant a comparison between the structure of their essential elements and those of Mollusca and Arthropods. As far as I know, there are no structures in the Coelenterata that might be regarded as isolated ommatidia, but that such organs do exist, or have existed once, is quite probable, since their eyes are formed on the same plan as those of the Mollusca, i. e. of collections of ommatidia which, in the less perfect condition, must have been irregularly scattered about. The sensitive layer, which appears to form a retineum, consists of colorless retinophorae, whether single or double is not known, surrounded by pigment cells, or retinulae. This structure is found in the sensitive layer of all the various forms of Coelenterate eyes. The only difference of any moment is that the retinophorae are much smaller, and in shape and general appearance resemble more closely ordinary sense cells than is the case in Mollusca, where the bright, refractive contents give them the appearance of gland cells. But in the Coelenterates anything similar to the rods of Molluscan eyes has not as yet been described. But I think we may safely conclude that what has been, heretofore, regarded as a vitreous body is, in reality, a cuticular thickening containing a highly specialized part of the retia terminalia. Such appears to be the case with the minute invaginate ocelli, described by Carrière, situated near the large lenticulate eyes of *Charybdaea marsupialis*, which can be compared with the invaginate eyes of *Arca* (Pl. 30, fig. 43). The vitreous layer in the large, lenticulate eyes of the same species is, in all probability, a layer of retinal rods.

In *Aurelia*, according to HERTWIG, the ocelli are very poorly defined, and are not provided with any special thickening of the cuticula. They probably represent only the simplest aggregation of ommatidia.

It is very probable that the so-called lens of the simple, non-invaginate ocelli is not a lens at all, but a lenticular thickening of the cuticula, filled with nerve fibres; or, in other words, it is composed of the cuticular secretions, or rods, of the ommatidial cells, and contains the retinidia. Such a condition could be compared directly with the pseudo-lenticulate eyes of *Arca* (Pl. 30, fig. 54). It is extremely improbable that a purely dioptric lens would be developed before the specialization of the rods. Another striking fact that deserves attention is the wide presence of red, and less often, black pigment, which when united give rise to shades of brown varying in color according as one or the other pigment prevails.

Another important point to be considered is the great number of imperfect eyes, and the presence of very highly developed ones, as in *Charybdaea*. This condition is exactly parallel to that found in *Arca*, and brings us a confirmation of our supposition that the evaginate eyes of *Arca* did not arise independently, but as modifications of the invaginate ones. If, for instance, both types of eyes were developed from an irregularly folded surface, the hollows forming into invaginate eyes, and the ridges into the evaginate ones, then we should expect to find as many transitional stages in the development of one form, as in that of the other, especially when there were a great many of both kinds in all stages of development. This, as we have seen in *Arca*, was not the case. In Coelenterates also, although there are many very simple invaginate eyes in all stages of development, there are no traces of the evaginate ones.

In the Worms, that uniformity in the structure of the sensitive layer, found in Mollusca and Coelenterates, does not appear to prevail. The eyes found in the Annelids are best understood; therefore they can be more readily compared with those found in the Mollusca and Arthropods. We shall speak of them alone.

CARRIÈRE has furnished us with the best observations concerning the eyes of Polychaetous Annelids. The same composition of the sensitive layer, and of the ommatidia, is to be seen here as in Mollusca. The colorless cells (Secretzellen of CARRIÈRE) are the retinophorae, and the pigmented ones, the retinulae. It is remarkable how a person can fail to be impressed with the similarity between the colorless cells of the Coelenterate retina, and similar ones in the retina of Molluscs, or Worms. It

is evident that CARRIÈRE either failed to recognize this similarity, or regarded it as of no consequence, for he called the colorless cells of the Coelenterate retina, sense cells, and similar elements of the retina of Molluscs and Worms, secreting cells! but, so far as I could find, he gave no reason for regarding them as morphologically different elements. In such simple eyes as those of *Nereis cultrifera*, the optic vesicle has been described as being filled with a vitreous body, but we may be sure that a part of it is, in reality, composed of a layer of rods, just as in the Molluscan eye. Indeed, in *Alciope*, the rods are very highly developed, and do not differ essentially from those of *Pecten*, or of the Cephalopods.

The same modification of the ommatidia has taken place in Alciopidae as in the Cephalopods. The retinulae have been reduced to a narrow collar of rodless pigment cells which surround the neck of each retinophora. The double rod of the latter is very highly developed and contains an axial nerve fibre, which can be traced into the body of the retinophora. These facts render it almost certain that the retinophorae are double, as in Mollusca, and therefore we should expect to find two nuclei. GRABER claims to have found three nuclei in the »Retinalschläuchen«, as he calls the retinophorae, but it must be understood that I do not lay any stress on this fact, for there appears to be no doubt that the extra nuclei he saw did not belong to the retinophorae, but to the surrounding pigment cells. The second nuclei of the retinophorae, that I have shown to be present in *Arca*, *Pecten*, and *Haliotis*, are bodies very difficult to observe, even in the most carefully prepared sections. The cells must be isolated by maceration, in order to demonstrate, with certainty, the presence of the second nucleus.

The open ends of the rods in the Alciopidae are very interesting, for they offer a further confirmation of the supposition that they are double; they may be compared with the rods found in *Pecten*, where we have evidence of a former opening, now completely closed, in the fact that the central nerve issues from the end of the rod to form the »loops of the axial nerve«. It is very probable that the axial nerve of Alciopidae, and also that of other highly developed forms, extends through the opening of the rods to form »axial loops« similar to those in *Pecten*.

The slightly modified ommatidia, found even in the highly developed eyes of some Worms, render it very probable that the isolated ommatidia are present in the scattered pigment areas so often found there. This is still more probable when we consider the frequency with which eye-like pigment spots occur. I have examined superficially, without

sections or maceration, the segmentally arranged pigment spots in *Asterope candida* and *Tomopteris* (sp.?), and found that they resembled so strongly the ommatidial areas in the Lamellibranchiata, that there can be little doubt that they represent aggregations of simple ommatidia. Although the cuticular covering is thin, the ommatidia are very sharply defined and regular, consisting of rather large, colorless retinophorae surrounded by a complete ring of pigment cells. To settle the question beyond doubt, it would be necessary to show that the colorless cells end inwardly in points, have axial nerve fibres, and contain two nuclei, at least one of which is nucleolated. When irritated, *Asterope* gives off, apparently from the colorless cells, a beautiful, emerald green secretion. This fact militates against supposing the organs in question to be eyes. But it is not improbable that the secretion may be a pathological result of the violent contractions, similar to what Chun has described for the Ctenophorae, where a strong irritation causes the Chromatophores to burst; the contents in this case, however, being forced inwards.

In the Vertebrates, there seems to be little evidence for supposing that isolated ommatidia are present. The structure of the so-called luminous organs of the Scopelidae is too imperfectly known to allow any conclusion as to whether they are composed of ommatidia, or not. If they should prove to be eyes instead of luminous organs, we would have good reason for supposing that ommatidia are present in the general epithelial covering of the body. Sense hair cells may be found in all parts of the body, and it is only necessary to bring any part of the sensitive epithelium into constant relation with certain agents to develop at that point a special organ of touch, taste, or hearing, as the case may be. Graber has shown by experiment upon blinded Reptiles that the skin has, to a certain extent, the power of distinguishing light from darkness. This would lead us to suppose that scattered ommatidia were present in the skin. Now if animals provided with scattered ommatidia lived in dark places, as at great depth in the sea, then, in order to see in the dim light, their visual organs would undergo changes by which a diminution in the amount of light would be accompanied by a corresponding increase in the area and complexity of the sensitive surface, and would probably result in the appearance of numerous eyes at various parts of the body. But we have seen, in those cases when it was necessary for a great amount of light to be used, or to make an economic use of very little light, that reflecting surfaces are developed, either in each retinophora, behind the rod (*Haliotis*, *Arca* etc.), or as a continuous membrane behind the inner layer of rods (the argentea in

Cardium, *Pecten*, and nocturnal, or deep sea Vertebrates). Therefore under these conditions, the accessory eyes would also develop to a high degree such reflecting surfaces. These reflecting bodies are usually combined with highly refractive condensing lenses, and both together give the organs thus provided a very brilliant sparkle or glow, which may be mistaken for independent luminosity. The lateral eyes of *Euphausia* are provided with a remarkably well developed argentea and lens.

It is extremely probable that the retina of the Vertebrates consists of highly modified ommatidia, whose retinulae have lost their pigment and become transformed into ganglionic cells. Some of these ganglia, — Landolt'sche Keule and their homologues, — retain their primitive position around the base of the retinophorae, or rod cells, and constitute, with the nuclei of the latter, the nucleated layer between the rods and the basal plexus. The fibres of the latter layer may, like the basal branch of the optic nerve in *Pecten*, consist only of axial fibres, and like them enter the retinophorae and extend through the centre of the rods as axial nerves. The ganglionic layer of the retina is produced by the modification of retinulae into ganglionic cells which, instead of wandering away from the retina to form an isolated optic ganglion, remain in close proximity to the sensitive rod cells. An axial nerve of the rods has already been described by several authors, and, as the statements have been received with more or less doubt, it may be worth while to say that I have been able to confirm the statement by observation made upon the macerated retina of the dog-fish. The basket-work of fibres on the surface of the rods is too well known to require any confirmation. Max Schultze (Stricker's Handbuch der Histologie) considers these fibres, which have been isolated toward the base of the rods, as forming a part of the connective tissue skeleton of the retina. Judging entirely from the facts obtained by a study of the rods in the Invertebrates, we consider the external fibres in the Vertebrate rods to be exactly similar to those found on the surface of the rods in *Pecten*, i. e. ganglionic nerve fibres. The nerve fibres in the centre of the rods in both groups, Vertebrates and Mollusca, would be axial nerves. To carry out the comparison to its full extent, the lamellae of the Vertebrate rods must be produced by the successive etages of fibrillae which radiate from the axial nerve toward the periphery of the rod, there uniting with fibrillae from the external fibres. In other words, a rod of the Vertebrate retina contains a retinidium exactly similar to that found in the rods of the Mollusca and Arthropods.

The axial nerve and the external fibres of the rods in Vertebrates are so strikingly like those found in the Invertebrates, that our supposition that the retina is formed of modified ommatidia receives some confirmation. But, if we would compare the rod cells with their axial nerves, to the double retinophorae of the Mollusca, we must carry out the comparison still further, and suppose that the rod cells are double and contain two nuclei, otherwise we cannot explain the presence of the axial nerve in the centre of the cell. Now in the rod cells of the Vertebrates, we actually do find two bodies, one of which is an undoubted nucleus with a nucleolus, and the other a refractive, unnuclear-like body. We find exactly the same bodies in the double retinophorae of *Arca*, *Pecten* and *Haliotis*, and in these cases they are undoubtedly nuclei, by the fusion of whose cells an external nerve fibre came to lie in the centre. Now in the Vertebrates we have the two nuclei, one of which is nucleolated and the other aborted, and the axial fibre, and we can explain this condition only on the supposition that the rod cells, like the retinophorae of Mollusca, are formed by the fusion of two cells. They then have all the essential characteristics of retinophorae, and consequently we are justified in supposing that the retina of Vertebrates is formed by the modification of ommatidia.

There is a striking similarity between the structure of the retina in *Pecten* and that of Vertebrates, due solely to the similarity in conditions. If we should shorten the retinophorae of *Pecten*, so that the nuclei came to lie more in the centre of the retina, above the rods, then we would have the same conditions found in the simple forms of the Vertebrate retina. For instance, beginning at the inner surfaces of the retinae there would be in both cases: (1) a layer of rods; (2) a fibrous layer or membrane (pseudo-membrane of *Pecten*) separating the rods from the overlying cells; (3) the retinophorae with their nuclei, and the inner layer of ganglionic cells (*Pecten*), or Landolt'sche Keule (Vertebrates); (4) a layer of axial nerve fibres (*Pecten*), or basal plexus (Vertebrates); (5) the outer layer of ganglionic cells (*Pecten*), or ganglionic layer (Vertebrates), and (6) the nerve fibres of the ganglionic branch of the optic nerve (*Pecten*), or the inner layer of optic nerve fibres (Vertebrates).

In *Pecten*, the fifth layer, or the outer ganglionic cells, shows the same tendency as in the similar layer of the Vertebrate retina to break up into etages of bipolar and multipolar ganglionic cells.

I do not consider that the frequently present, double rod cells of Vertebrates have anything in common with the double retinophorae of Invertebrates.

Chapter VI[1]. Theoretical Remarks Concerning the Origin and Function of Sense Organs and of Animal Pigment.

Living bodies are distinguished by their power to absorb matter and energy, and from them produce high compounds, by whose disintegration force is liberated as motion. This sequence of events is vitality. It consists of four processes: (1) absorption of matter; (2) absorption of energy; (3) production of high compounds; (4) the fall of these compounds, producing motion. An inseparable result of vitality, but not a vital process, is excretion, or the discharge of disenergized matter. We have only to deal with the second of these processes, the absorption of energy, or dynamophagy, and more especially with the absorption of solar energy, or heliophagy.

The most primitive and universal method of dynamophagy is the absorption of solar energy by chlorophyll; but in animals we have good reason to believe that various forms of energy are absorbed in several ways: (1) solar energy, by means of pigment or by nerve fibres; (2) energy of sound vibrations, by auditory hairs; (3) energy of coarser vibrations, of pressure, contact, or movement, by tactile hairs; and (4) that of gases, solutions, or chemical compounds, by means of so-called taste cells. All these processes in their higher stages suppose the presence of a nervous system, and, since the development of nerves and sense organs go hand in hand, we must have some idea of how a nervous system could have originated, if we would follow the development of sense organs.

Let us suppose that we have before us the simplest form of a multicellular animal, then all the cells will be alike, each performing for itself all the functions necessary for its existence; each cell would absorb its own matter and the energy, or stimuli, necessary for its conversion into living compounds. The relation between the matter and energy absorbed is a constant one. The cells would tend to vary in two directions: (1) towards the absorption of more energy, or (2) of more matter.

---

[1] The following chapter is not so much an attempt to discuss the evidence for, or against any conclusion, as to make clear my own opinion upon the subject. With this object in view, I have omitted the discussion of several doubtful questions, and I have also made preparatory suppositions, which it is neither the place nor my intention to discuss here. My statements have been made positive for the sake of brevity and clearness, but they must be regarded as suggestions, for which I can, as yet, bring no proof, rather than as positive assertions.

But if a cell absorbs more matter than it has energy to transform, the matter will remain stationary unless the necessary stimulus is brought from those cells which receive an excess of energy, or stimuli. But the excess of energy in the one cell would not be lost, but transferred to others near it, by mere contact. This would be the first step in the transformation of indifferent cells, or those in which the entire sequence of events called vitality is fulfilled, into those which perform only a part of this process. As soon as an indifferent cell absorbs more energy than is necessary for its own vital processes, it becomes a dynamophagous, or sense cell. Those which absorb more matter than is necessary for themselves become hylophagous. The origin of the latter is not so simple as that of the former, since it was the result of two distinct processes: (1) the direct absorption of matter by certain cells; and (2) the deposition in them, by the generating body, of matter, before they were capable of independent motion. To follow these two processes is not at present our object, only in so far as they have to do with the origin of the sense cells. We have said that the transfer of energy from a dynamophagous cell to a hylophagous one was, at first, by simple contact, and it follows that the two cells must be developed side by side. Our supposition of an independent group of indifferent cells was only to make our meaning clear, for it is very probable that no such condition ever existed. We see in many Protozoa a constant differentiation of one pole from the other, so that the so-called animal functions are confined to one end, and the vegetative to the other. According to the laws of division, or of segmentation, such a bipolar cell would never give rise to a group of indifferent ones, but to a bipolar body, the relation of the poles in the single cell, and in the group of cells, remaining the same. Therefore, in the simplest, multi-cellular animal, the cells are already differentiated, the vegetative ones being confined to one pole, around which the energizing, or sense cells, would form a ring. This condition is realized in the simplest Coelenterates. In the simplest condition, the distance between the organs receiving stimuli and those giving them, or sense organs, is not great, so that the latter perform a double function: (1) receive the stimuli from without, and (2) conduct them to the necessary centres. Such organs are very commonly found in the Coelenterates and Molluscs, and consist of slender cells with large, basal, and nucleolated nuclei, ending externally in sensory hairs and internally in long, sensitive fibres (in Mollusca, usually a single one) whose exact method of termination is unknown, but from theoretical reasons there can be but

little doubt that they terminate either in contractile, or digestive cells, within the body (Pl. 32, fig. 153, *c. d. e.*).

After, or coincident with, the production of digestive and sensitive cells, certain of the still indifferent, and probably ciliated ones, developed internal, amoeboid processes which were capable of contractions caused by stimuli received from without. The contractile powers of a single cell can only increase at the expense of the sensitive ones. It is not unreasonable to suppose that two cells situated close together would possess, in unequal degrees, the power of sensitiveness and contractility; but the more one cell became contractile, the more it would lose its power of receiving direct stimuli, and would tend to absorb them from that cell which had the sensitiveness to an unusual degree; two such cells would then become dependent upon each other, the one increasing in contractility, and losing its power of receiving direct stimuli, while the other would lose its contractility and gain in sensibility in the same proportion. The sum of the labor performed by both cells in the indifferent condition would exactly equal that performed by the two specialized ones. The communication between the two cells would be at first one of ordinary contact. But in proportion as the contractile cell became more contractile, those parts devoted to this purpose, i. e. the inwardly directed processes, would be more developed, while there would be a corresponding diminution of the outwardly directed part, or that necessary for receiving impressions. In its companion cell, the sensitive one, the reverse would be the case. As the contractile cell moved more toward the interior, it could retain its contractility only as long as it received stimuli from without; it could therefore never separate itself from its partner, the sense cell, to whose aid it owes its contractile powers. The contractile cell would, therefore, draw with it a part of the sensitive one, which, since it must necessarily remain in contact with the outer world, would be drawn out into a long fibre, its line of communication with its cell partner. The two cells have now reached an unequal degree of differentiation, since the contractile one is entirely adapted to contractility, while the sense cell has not only to receive direct stimuli, but transmit them to its partner. This is an obvious disadvantage, and steps are soon taken to avoid it. In the Mollusca, as well as in the Coelenterates, we have seen that the more highly sensitive the sense cells are, the thinner they become, until they finally communicate with the outer world by a very fine bunch of sense hairs, while the cell body is reduced almost to a fibre. We have also seen how the fine prolongations of the sense cells

in the retina of *Pecten* produce very fine lateral branches, which become attached to neighboring sense cells. The same process takes place upon the epidermis, so that one of the slender sense cells (Pl. 32, fig. 153, *d*), which still retains its sense hairs, becomes united to a neighboring sense cell (*e*) by fine fibres. The advantage thus gained is too great to be left undeveloped, therefore the cell (*f*) assumes more and more the sensitive roll, while (f^{1-2}) gradually losing its sense hairs, and therefore the power of receiving direct stimuli, only transmits the stimuli received from (*f*). We have now reached the last change in the development of these cells; all are reduced to the same level, since each is subservient to a single function. The most highly developed sensory, nervous, and contractile systems are only modifications of the condition represented by these three cells. The cell (*f*) is the sense organ (*s*)[1], the muscular system, and (f^{1-2}) the nervous centre, which is connected on the one hand with the receptive centre for energy, or the sense organs, and on the other, with the contractile centre, or organs of motion. The specialization, or growth of all three systems must go hand in hand; increase of one is life to the other, the loss of one, death to the other.

Sensory, muscular, and nervous systems must primarily have originated from the same areas, and the growth of one in a given direction is followed by that of the other.

As the origin of purely sensitive, and of conducting cells, took place after the origin of purely contractile ones, so we find, even in highly developed forms, a more intimate connection maintained between sense organs and nervous centres, than between the contractile centre and either of the other two. The above described differentiation gave rise to four sets of cells, which may be divided into two similar groups: A^1, the hylophagous cells, situated at the vegetative pole of a spherical, or ovoid, multicellular animal; A^2, contractile cells forming a ring around the vegetable pole; and a third ring, outside of, and concentric with the other two, consisting of (B^1) sense, and (B^2) nervous cells. The remaining part of the body would be composed of nearly indifferent cells.

The continual transformation of sense cells into conducting, or ganglionic ones, with deeply situated nuclei, gave rise to a ring of ganglionic cells whose union with each other and with the contractile cells became more and more complicated.

A sense organ is a collection of cells for the reception

[1] Unfortunately, not represented in the figure.

of energy. The sensitiveness of the organ depends upon the number of sense cells which have at that point been converted into nerve fibres, or ganglionic cells, and may be approximately estimated by the size of the group of ganglionic cells thus formed by the modification of sensory ones.

We have spoken of the cells modified for the reception of the energy absorbed. We consider that dynamophagous organs are of two natures; those formed by the modification of ciliated, and those formed by the modification of pigmented, or chlorophyll cells. The former receive energy in the shape of coarse movements of the surrounding medium, or of fine vibrations like sound: and the latter, the still more subtle vibrations of light.

First, let us make a proposition, which we advance simply on the grounds of its plausibility and the difficulty we have found in explaining certain facts in any other way, viz.: Animal pigment, especially that of colorless plastids contained in the living protoplasm of external, epithelial cells, is not a waste product formed by the solar decomposition of protoplasm, nor is it a protective covering, but a living substance with a physiological activity necessary for the animal, and dependent for this activity upon the presence of the sunlight.

These pigment granules are modified chlorophyll granules, and like them have the power of absorbing solar energy.

There is little reason for supposing that pigment is a product of decomposition. In plants, where it is well known that, under the influence of the sunlight, a constant decomposition is in progress, there are no pigmented waste products; neither is there any color produced by the decomposition of dead animal matter in the sun, while all other well known waste products, such as carbonic acid gas, sulphides, ammoniates, and ureates, are formed in abundance. The supposition that pigment is a waste product of solar energy is not so different from my own, as the supposition that pigment is simply a dead protective covering; for it is of little consequence, for the present, whether we regard the pigment as a waste product of solar energy, or as the receptive agent for the solar energy, so long as we admit that the sunlight has an important beneficial effect upon animal protoplasm. Most epithelial pigments, not modified for special purposes, are very unstable, and therefore cannot be regarded as waste products. In some cases they are extremely resis-

tant, but they then have a simple, protective function, as we hope to show later.

The pigment found deposited in the cells of the lower animals, such as Protozoa, Cœlenterates and Crustacea, cannot be a merely protective coloring, for in innumerable cases it has just the reverse effect. Among pelagic animals, otherwise perfectly transparent, regularly distributed chromatophores containing red, brown, or black pigment are widely present. These chromatophores, according to the theory that pelagic animals are transparent in order to escape notice, must be a decided disadvantage. They are highly sensitive to changes in the amount of light. Mayer (83) has shown that the chromatophores of Crustacea are not only sensitive to the amount of light, but are under the control of the will. This fact is of interest, since we must suppose that, originally, the action of the chromatophores was involuntary and dependent upon irritation from without. I have myself observed the slow modifications in the shape of the beautifully star-shaped chromatophores of *Beroe ovata*, produced by changes in the intensity of the light.

It is well known that pigment, like chlorophyll, is dependent for its existence upon the sunlight; animals living in absolute darkness, as in caves, being colorless. It is very probable that the color of animals depends upon the color of the light they receive, those receiving sunlight directly, without reflection, showing a tendency to have dark, or black pigment, or to be transparent, as in pelagic animals; those living upon green objects being green, etc. That this coloration is not due primarily to natural selection is shown by the remarkable modification in color undergone by those animals kept in confinement, the change being due without doubt to the change in color of surroundings, and hence the color of light received, rather than to changes in the amount or quality of nourishment. The absence of color in those animals which live in absolute darkness, as in deep caves, is very significant. It would be of great value to show whether any colorless cave animals regain to any extent their pigment when brought into the light. That cave animals are colorless and blind is in direct contrast with the fact that animals from the deep sea, where there is, presumably, no light, are often provided with large visual organs, and are almost invariably intensely colored with red and purple pigments. If then this color of the pigment depends upon the nature of the light received, and there seems to be very good reason for believing it, then we must suppose that certain rays of light, the red, purple and ultra-violet ones,

really do penetrate to the bottom of the deep seas, causing the brilliant coloration of the animals inhabiting those places. This supposition would also account for the enormous development of the eyes, or of the so-called »luminous organs« of deep sea-fishes.

Protozoa are highly colored and contain pigment of all shades from green and red to black. But this coloration cannot be regarded as protective in the sense of making them less easily seen, since they are so small as to be invisible, in most cases, to their enemies. Their number does not depend hardly at all on their animal enemies, but upon the amount of food and their power to withstand great changes in the amount of heat and moisture. But we know that these animals, as well as nearly all others, are greatly influenced by, or dependent upon the amount of sunlight; the effect it has upon the highest Vertebrate animals is too well known to require any confirmation. We cannot suppose that the light affects all parts alike, there must be some organs, or substances, particularly affected by it. Of all living organisms, plants are most dependent upon the sunlight for their energy, and their pigment, or chlorophyll, is without doubt the substance affected by sunlight. We know that animal pigment like that of plants is dependent upon the sunlight for its existence, that it is extremely sensitive to changes in the quality and quantity of light, and since animal pigment cannot be regarded as a waste product, or as a protective covering, except in special cases, the only rational supposition is that pigment is the substance in animals directly affected by the sunlight. But what is this effect of the sunlight? It must be either injurious, or beneficial to the animal. The almost universal dependency of animals upon the sunlight makes it absurd to suppose this effect to be an injurious one. The experiments of Romanes and Graber (81) show that many Cœlenterates and Echinoderms are heliotropic i. e. they select those places best provided with light. I have myself noticed the same property in certain species of Starfish, *Asterias glacialis*, which always occupy the side of an aquarium next the window. A species of Ascidian, *Clavellina*, that I have often observed, almost always has its free extremity directed towards the light. *Pecten Jacobaeus* and *P. opercularis*, nearly always has its open side directed towards the light; I believe that the same is true of *Cardium*, *Pectunculus* and *Avicula*, although my observations upon these three genera were too scanty to be of much importance. It is well known that very many Copepods and Cladocera show a decided preference for the best illuminated side of a jar. The same is true of innumerable larvae

and Protozoa. Moreover we know that light is of the utmost importance for the continuation of plant life. These considerations, together with innumerable others, render it almost certain that the effect of sunlight upon the animal organism is a beneficial one. We have, therefore, arrived at the conclusion that pigment is the receptacle of the beneficial effects of the sunlight upon animal organisms.

The most modified form of pigment is probably black: between this color and the brown, yellow, and green, there is a complete gradation. We find the yellow and green colors most abundant in the lower animals, while the black and brown are less common.

In the development of the higher animals, as in Mollusca, the pigment first appears as colorless granules, or plastids, which become yellow, yellowish green, brown, and finally black.

In the Protozoa and even in some worms, a green pigment resembling chlorophyll, and probably having a similar function, is found. These facts: (1) the tendency of pigment granules to form many intermediate stages between undoubted animal pigment and plant pigment, and consequently the difficulty in many cases of distinguishing between the two; (2) the greater resemblance, in its early stages of development, of highly developed animal pigment to chlorophyll; and (3) the almost complete identity in function between animal, and plant pigment, lead us to conclude that animal pigment and chlorophyll, are extreme modifications of the same structures. We can therefore say that chlorophyll absorbs from the sunlight the energy necessary for the transformation of inorganic into organic matter; without this supposition vegetable matter would be a living contradiction to the theory of conservation of energy, for we would have to suppose that vegetable protoplasm itself could create the force necessary for the conversion of inorganic salts into organic matter. But the same reasoning will apply equally well to animal protoplasm; it, also, must absorb, in some way, the force necessary for the conversion of matter into higher compounds, and one way of doing this is by the absorption, not merely of heat, but of chemical rays, or more simply, of energy from the sunlight. In plants, this sun energy is used in the chlorophyll grains, for in them the production of organic matter takes place. But in animals it is probable that the pigment granules are only the receivers of the energy, the heliophags as we shall call them, while this energy is transmitted by nerve fibres to centres where it is consumed in the production of protoplasmic compounds. When a sufficient amount of energy has been

accumulated in this manner, it is suddenly discharged, in large or small quantities, in the shape of motion. In all except the very lowest animals, the energy liberated as motion more than equals that absorbed directly from the light; for this motion is the sum of the energy absorbed by the animal from the sun, and that which was absorbed by plants in the production of suitable food for the animal. We can say that vegetable protoplasm times sun energy and inorganic matter, to the nth power, equals x organic matter. Animal protoplasm times organic matter and energy, to the nth power, equals motion and inorganic matter.

Plants store energy; animals convert it into motion.

Heliophags, or sun consumers, are found in animals as well as plants. In the latter instance, they are usually present as chlorophyll granules, which, in some zoospores of the lower plants, are specially modified to form red pigment spots, usually situated near the ciliated pole of the spore. They probably represent modifications of chlorophyll adapted for the consumption of especially large quantities of sun energy. Such spores are extremely active and heliotropic. In Protozoa, we also find special modifications of the pigment, or of the chlorophyll, to form »red eye spots«. They likewise have a tendency to be formed at the animal pole, where the vital processes are presumably most active. In the Coelenterates and Echinoderms, we have pigment spots which, without doubt, are homologous with, and have the same functions, whatever they may be, as those seen in Protozoa, and in the zoospores of certain plants. The pigment, always red but occasionally containing black, is here deposited in special cells in such a manner, however, that their relation with the simpler eyes of the Mollusca and Worms is placed beyond doubt.

Now we have already come to the conclusion that pigment and chlorophyll are different phases of the same substance, and have essentially the same function, i. e. absorption of the chemical rays, or of the energy of the sun. But we can show, by a comparison of the lowest forms of ocelli, such as those formed in Protozoa, Coelenterates and Echinoderms, with those of still higher forms, that the ocelli are the bodies of all others which stand in most intimate and dependent relation with the sunlight; but they are especially characterised by the high form of pigment that they contain; therefore we are led to suppose that the red and black pigment, but principally the former, have in the highest degree the power of absorbing energy from sunlight. If this be true, then the accumulations of pigment cells, called ocelli, are organs especially adapted for the absorption of sun

energy. This supposition of course rests entirely upon our former conclusion that animal pigment in general performs a physiological function, and like chlorophyll, absorbs energy from the sunlight.

This conclusion appears more reasonable to us on account of the many difficulties which may thus be accounted for, as well as the impossibility of explaining these difficulties in any other manner known to us. In the first place, I believe that no explanation of the function of the ocelli in Coelenterates, Echinoderms, and in such Mollusca as *Chiton*, *Onchidium*, and *Arca*, will be of any value, which does not include the ocelli or pigment spots of Protozoa and plant zoospores. Now to suppose that these ocelli simply distinguish light from darkness is absurd, for we cannot in any case suggest any reasonable necessity for such a power. No one can fail to be impressed by the interesting experiments of Romanes, who has shown that Medusae will collect with great avidity around a ray of sun-light entering a darkened jar. No one would suppose that they enter the light in order to see it! But on the contrary because they receive some benefit from it. But how can this benefit be any other than that received by plants from the sunlight, i.e. energy? Surely no Medusa could escape its enemies or obtain its food any easier with ocelli than without them. But it is possible that it might be able to distinguish with them whether it is at the surface or at a considerable depth, and could then sink to avoid storms, or rise to obtain food. But if we apply this reasoning to *Arca* or *Pectunculus*, it will not work, since both are incapable of motion, while *Arca* is permanently attached by its byssus. Neither can it be shown that *Onchidium* uses its innumerable eyes to escape its enemies — in spite of the reasoning of Semper — or to obtain its food. The same difficulties apply to *Chiton*, which is also provided with innumerable eyes in all stages of development; and there can be no doubt that there are many more animals, as yet imperfectly known, which possess so-called eyes as numerous and as anomalous as those found in *Chiton*, *Onchidium*, *Arca*, *Pectunculus*, *Cardium* and *Pecten*, as well as those of many Echinoderms and Coelenterates.

A supposed explanation of these eyes, widely current and apparently generally accepted, is that they are organs for the perception of heat, and that by gradual changes they developed into organs for the perception of light. But I believe it would be perfectly safe to challenge any one to show what advantage it would be for a Protozoan, Coelenterate, or Mollusc, to perceive heat! This theory arose from the frequent presence of black pigment in many less complicated eyes, and

consequently it required no great effort of the imagination to suppose that the black surface absorbed the heat, and produced an impression upon the animal. But this supposition was founded upon ignorance, or blindness to the fact that by far the majority of the simplest eyes contain only red pigment, which, as far as we know, has no special power to absorb heat.

Even if we grant that the ocelli distinguish the amount of heat, or even light from darkness, neither supposition would furnish any adequate explanation of the hundreds, and, in some cases, thousands of eyes present in certain Coelenterates and Molluscs. If, according to the existing suppositions, it is difficult to ascribe any function to these numerous ocelli, and therefore any necessity for their existence, it is infinitely more difficult to imagine any sufficient cause for their creation! But I think that it will be generally admitted that all these difficulties are removed, or at least rendered comparatively easy to explain, if we accept the suppositions we have advanced in these pages.

We have offered some reasons for supposing that (1) animal pigment has a physiological activity beneficial to the animal; (2) the activity, and existence of the pigment, depends upon the presence of sunlight; (3) that animal, and plant pigment, or chlorophyll, represent two phases of the same substance, and have essentially the same function, i. e. the absorption from the sunlight of the energy necessary for the maintainance of vital processes; (4) that the highly modified plant or animal pigment, or the red pigment which we shall call ommerythrine, has this property to a special degree. According to these suppositions we have no difficulty in ascribing a necessary function to the simplest ocelli, neither is there any difficulty in tracing an uninterrupted series of changes from collections of pigment or chlorophyll granules, to an undoubted ocellus, and these changes necessitate a corresponding increase of advantages to the animal. We may also follow the development of the simplest ocellus from a red pigment spot of the plant zoospores, to the most perfect Vertebrate eye, without a break in the functional activity of the organ, or in the advantage gained from it by the animal. We can also trace a complete series of changes from the absorption of light energy by means of pigment, or by nerves, up to the perception of light. We are also enabled to account for the increase in the number of the organs in various groups of animals and their subsequent diminution in numbers. It also furnishes us with the only adequate explanation of the number of highly developed eyes in *Pecten*. For instance, in ascending from the Protozoa

to the Coelenterates and lower Molluscs, a gradual increase in the number and complexity of these organs is very easily understood, since the more there are, the better it is for the animal. This process would go on until by a very gradual series of changes they were converted into organs capable of perceiving objects, or fine differences in the gradation of light. There would be a tendency for all of the organs to be modified in the same direction, until finally they are converted into many structural eyes (as in *Pecten* and *Arca*). But under general circumstances, the number of eyes necessary for an animal is very small, so that a degeneration would set in by which the organs would be reduced in number. Such appears to be the case with *Pecten* and *Arca*. But in many instances it is supposable that the degeneration would not be rapid, for both functions would be held at once; there would be too many eyes for seeing, but not too many for the absorption of energy. For instance the amount of energy absorbed would depend upon the most perfect condensation of light upon a given area; as we shall see later, this energy is absorbed in the higher forms, directly, by especially modified nerve fibres. Thus it happens that an organ most perfectly adapted for the condensation and absorption of the greatest amount of energy, is likewise perfectly constructed for the perception of objects. The formation of an inverted image in a visual organ is an incidental result of the most advantageous concentration of light; but this is just the condition essential for the most perfect heliophagous organ. Therefore we have an organ that can perform to great advantage two functions at once; this is the essential, and only possible condition, upon which we are able to explain the change of function in organs. However perfect the conditions might be for the perception of objects, no true visual organs would be produced, and therefore no perception of objects, until the various systems of organs were sufficiently developed for the performance of this highly complex process. The construction of the eye of *Charybdaea*, is sufficiently perfect for the perception of objects. But if we imagine the most perfect Vertebrate eye attached to a Coelenterate, there could never be any perception until other faculties were developed in the highest degree. There is a greater difference between the most simple and most complex Vertebrate retina, than between the most simple Invertebrate one and that of *Pecten*. In fact, the latter excels in complexity that of the lower fishes, or of certain reptiles; it also possesses an advantage over the retina of all Vertebrates in the absence of a blind spot.

A simple form of heliophag is a red pigment spot usually situated near the animal pole of a single cell (zoospores and Protozoa). In such cases, no nerve fibres (?) are present, and therefore these receptacles of energy are situated near, or in the centre, of animal activity, that is in the centre of the greatest consumption of energy. In the Coelenterates they are necessarily situated near the nervous system, for the latter is simply an accumulation of ganglionic cells arising from the ocelli and other sense organs to be spoken of later. The ocelli consist of colorless and pigmented cells. The latter are, in nearly all cases, pigmented at their outer ends, and if we suppose, as we have good reason to, that the same method of nerve endings prevails here as in the Mollusca, then there will be the retia terminalia of nerve fibres over the outer ends of the pigmented cells, and therefore exactly in the position necessary to receive the light stimuli given to the pigment, and carry them to the necessary centres.

We often hear it said of any pigmented spot that it is not an eye, but simply a meaningless collection of pigment. No good reason can be given why this should be called a mere pigment spot, and that an eye. We cannot say that one is a pigment spot on account of the absence of nerves, and the other is an eye spot because it is supplied with nerves, because it is to be presumed that nerve fibres of some kind are everywhere present in the skin; and moreover the instances in which actual nerve endings have been proved to be present or absent in pigmented areas of doubtful meaning are extremely few. For instance, one of the pigmented cells in the skin of *Beroe* or of *Phronima* would be considered as pigment spots, but an exactly similar spot on the head of a worm or of a larval Mollusc would be an ocellus! I think it would puzzle those who believe that pigment is a waste product to attempt to define the difference in the function of a pigment spot like that found in the skin of *Phronima*, or in the velum of a larval *Polygordius*, and a simple eye spot or ocellus like that in some Protozoa, or in larval Worms, Molluscs, etc.

In the development of ganglionic, from sense hair cells, we have said that the former were sense cells too delicate for the direct reception of the coarser vibrations, and therefore they were modified for conducting sensations, and other sense cells, for the direct reception of them. This process is somewhat modified for the reception of the most delicate of all vibrations, that of light, in that in the higher forms it is probable that the nerve fibres alone receive the light vibrations.

In the simplest heliophags, the red pigments play the most prominent role.

With the accession of more nerve fibres, an increase in their sensibility, and a more advantageous arrangement, they are enabled to receive the light vibrations directly, without the intervention of pigment. It then becomes difficult to distinguish between pigment destined for the reception of energy, and that for secondary, protective purposes. What might, perhaps, furnish a rather uncertain criterion as to the nature of the pigment, would be its solubility. Chlorophyll, as is well known, is extremely unstable, and soluble in many fluids, even in water, but more especially in alcohol. The pigment of the lower animals is very often soluble in alcohol, the red pigment, almost without exception. The red pigment in the eyes of starfish is entirely dissolved by alcohol (Carrière). In *Cardium* this is also the case as well as in *Pecten* (at least sections of *Pecten* eyes, killed only with alcohol, were colorless). Sections of the red pigmented eyes of *Euphausia*, treated only with alcohol, are also colorless. The red coloring matter in the rods of the Vertebrates, is destroyed even by a short exposure to the sunlight. But it is well known that the pigment in certain compound eyes is extraordinarily difficult to dissolve. Such pigment is undoubtedly of a protective nature, as we have various reasons for believing. The pigment spots of *Phronima* are dissolved with sublimate, so is also the brownish red pigment on the wart-like papillae in the skin of *Pterotrachea*, as well as the black pigment of the eye. It can be no mere accident that the eye-spots of zoospores and of almost all Protozoa, Coelenterates, and Echinoderms, should be red as well as the tapetum of the eyes of *Pecten*, *Alciopa*, and *Euphausia*. Wherever the eyes appear to be entirely black, they will probably be found to contain a mixture of red and black pigment, producing brown, or the red pigment will be found in the rods alone. It also appears that the red color, like the reflecting surfaces, is best developed in the eyes of nocturnal, or deep sea animals.

The appearance of retinophorae, and the arrangement around them of pigment cells, is an extremely primitive and universal arrangement. In the Coelenterates, the retinophorae seem, from their shape and general appearance, to be true sense cells. It seems to be a general law that all sense cells are colorless.

The most economic distribution of a given number of pigmented, and sense cells upon a given area, so that each pigment cell should touch a nervous one, would be the arrangement of the pigmented cells

in a single circle around each colorless or nervous one: then, since the nerve fibrillae are distributed over the walls of the colorless cells, they would come in contact at all points with the pigment of the surrounding cells. This might possibly account for the first appearance of the ommatidia; but I am inclined to regard the subsequent, progressive development of the retia terminalia overying the colorless cells, as being due, as already remarked, to the appearance of the refractive granules, in consequence of which the overlying nerve fibrillae, or the retinidium of the retinophora, became doubly irritated, by the incident rays, as well as by the same when reflected by the refractive plates or globules beneath. The rods of the retinophorae owe their predominant development not only to the underlying reflectors, but also to the presence of the axial nerve, which reached its position by the union of two adjacent cells, and the disappearance, partial (Insects, Crustacea etc.) or complete (*Pecten*, Cephalopods, etc.), of the apposed cell walls. This axial nerve permits the most economic arrangement in etages of radiating fibrillae, which are always at right angles to the direction of the rays of light. By the concentration of the latter at varying levels, perfectly distinct impressions would be produced, a result that could not be obtained by simple and vertical axial fibres.

The retinophorae, without exception, seem to be double in the Mollusca, and probably in the Worms as well. In the Coelenterates, they appear to be single, but it is not improbable that a closer examination would in some cases show them to be double also. That the retinophorae are double in the Vertebrates we have the very best reason to believe, owing to the presence of the axial nerve fibre and the two nuclei.

A moments consideration will show that »rudimentary« eyes are not the only dynamophagous organs of the lower animals. The numerous otolithic sacs found in certain Coelenterates have been regarded as rudimentary hearing organs; but I think it would puzzle any one to explain why it is necessary for a Medusa to hear. It is absurd to suppose that these organs enable them to escape their enemies better, or to obtain more food. If it is difficult to ascribe any adequate function to these organs, which have, even in the Coelenterates, reached a high stage of development, how much more difficult is it to discover any sufficient explanation of how, and by what agency they reached their present development, or how they were first brought into existence. For although an organ for the transmission of sound vibrations into corresponding nerve sensations is very useful to the higher animals,

which are able to distinguish between the different kinds, it would be absurd to suppose that a Coelenterate, with its simple organization, could make a similar use of such an organ.

Surely, then, these otolithic sacs cannot function as auditory organs, in the ordinary sense of the term; but that they are homologous with them, or have an analogous function, i. e. the reception of vibrations, is beyond doubt. We are therefore compelled to assume that they, like the eyes, are structures which have, or may have, two different functions; that construction most advantageous for the performance of the first being likewise most favorable for the performance of the second. When the structure of the organ reached this condition, equally favorable for the performance of either function, then the transfer of function took place.

The difficulty of accounting for these organs according to the generally accepted, or prevalent views has led me to explain their existence by supposing that they are not organs by which the animal becomes cognizant of certain vibrations, but organs for the reception, and for the conversion, of these vibrations into nerve stimuli. Upon these stimuli, together with those received by other organs, depends the entire activity of the animal. There is no such thing as voluntary muscular contraction in these simple organisms. All the contractions depend upon stimuli received from without, and which are carried by the nerves to the contractile organs; however slight these irritations are, still they are forms of energy and just the energy, or force, necessary to liberate that potential energy contained in complex protoplasmic compounds, in the shape of motion. The stimuli may also be used for the concentration of the energy contained in comparatively large quantities of matter into a much smaller volume. Additional stimuli liberate the energy as motion. It is very probable that all sense hair cells convert the energy of movement, or coarser vibrations, into nervous stimuli.

The amount of work done by these stimuli depends upon the amount lost in receiving and transmitting them, or, in other words, upon the delicacy of the sense cells and nerve fibres. Therefore the isolated and unprotected sense cells tend to accumulate in groups, sheltered in pits or sacs. Accessory bodies in favorable positions, as otoliths, are added to incorporate the vibrations, so to speak. Now a Medusa may possess an otolithic sac capable of recording to perfection the finer vibrations, and converting them into corresponding nerve sensations;

but little more could be said of any auditory organ; yet, in spite of this fact the Medusa would be infinitely removed from hearing. But such a structure could at once become a true auditory organ as soon as the animal was sufficiently organized to distinguish, by association, certain vibrations from others, so that some would cause contractions, and others, equally strong, would not. This definition is an arbitrary one, but it appears probable that some such change must have taken place in all auditory organs, at one time or another, just as in the eye. It would be, however, extremely difficult to decide, in innumerable cases, whether a certain animal with an otolithic sac simply received a constant current of stimuli through it, or whether it was able to associate certain kinds of vibration with certain conditions, so that different muscular contractions would follow. This, however, carries us away from our subject into the uncertain domain of the origin of the will.

Physiologists consider that the constant semi-contracted condition of the muscles in the human body, is due to a constant stream of impressions, however minute, received from the skin and sense organs. It is a well known fact that the otoliths of a great many Mollusca and Worms are in a constant state of vibration, so that a stream of energy must be transmitted, by the sense hairs receiving the blows of the otoliths, through the nerves, to the various centres where the consumption of energy takes place.

Another form of sense hair cells is that which records the impressions produced by various changes in the chemical composition of fluids or gases, giving rise to the perception of taste or smell. These processes are much more obscure than those of hearing. Smell and taste cells are, undoubtedly, modifications of the same elements, for functioning under different conditions: the distinction between them is without doubt, wanting in the Invertebrates, and possibly in many Vertebrates.

It is possible that the so-called olfactory pits of the Coelenterates, Mollusca, and Worms arose as modifications of ciliated respiratory cells. Let us suppose a patch of ciliated cells, either used for locomotion or respiration; now it is known that in some way or other carbonic acid gas acts as a stimulus, and causes, for a certain time, renewed activity; it is not improbable that other noxious substances would produce the same effect. It is also probable that some of the cells would be more affected by certain compounds than others. Such cells, from being at first simply stimulated by certain fluids or compounds, would, by a series of changes exactly similar to those under-

gone by the auditory and visual cells, be converted into cells especially sensitive to these changes.

We have already seen how constant the two kinds of cells are in the lower forms of eyes, and how a single or compound sense cell is surrounded by pigmented ones. A remarkable similarity maybe found in the arrangement of those sense cells supposed to have the function of testing the chemical composition of the water.

Over a year ago, before the present paper was thought of, I made some studies upon the sense papillae of Mollusca, especially of *Pecten* and *Haliotis*, and, in looking over the drawings then made, I find that they confirm, in general, my conclusion concerning the structure and innervation of the sense cells, and their gradual transformation into ganglionic ones. There are several points which I desire to examine once more before publication, but one or two facts will be of interest to us here. In *Haliotis*, each papilla contains a central core of twelve sense cells ending inwardly in as many single fibrous prolongations, while their distal extremities, just beneath the tip of the papilla, are fused into a single, protoplasmic mass. The tip of the papilla is surrounded by a perfect circle of numerous, stiff sense hairs, each of which is connected with the fused ends of the sense cells by a minute fibre. The wall of the papilla is clothed with trumpet-shaped sense cells ending in single fibres. Each papilla also contains 8 very large, club-shaped and gland-like cells filled with innumerable, but distinct, refractive bodies, and extending the whole length of the papilla, terminating at the outer extremity in a bent end. They form a not very compactly arranged circle around the central core of sense cells.

In *Pecten*, the papillae are essentially of the same structure, but smaller. The bunch of sense cells is reduced to eight, while there is only one large gland-like cell.

In *Lima*, there are no sense papillae, but the long tentacles contain rings of sensory and gland cells, with smooth intervening spaces, which cause a jointed appearance. Some of the gland-like cells are enormous, and are usually arranged in twos; between their outer ends is a minute sense cell ending, externally, in a tuft of stiff hairs, and inwardly in a long fibre. The sense cell is therefore enclosed in a circle of two, large gland cells.

In the organs of taste, and in the sense organs of the lateral line, the sense hair cells are usually arranged in groups, surrounded by circles of large gland-like cells, often called support cells. The almost constant, if not universal association of these gland cells, with sensory

ones renders it certain that they have an important physiological function to perform.

The gland cells in Mollusca contain a transparent substance which expands enormously when brought in contact with water: — I believe that they also possess the power to absorb to a great degree gases or other substances held in solution. It has been suggested that the slime cells are closely united with sense hairs so that the slightest irritation would cause the immediate secretion of the slime, which might have a poisonous property. This explanation sounds fairly reasonable when applied to the Mollusca; but it loses its force when applied to the sense organs of the lateral line, or to the organs of taste in the Vertebrates. Whatever effects this absorption has upon the gland cells, causing contraction or expansion, or concentration of the foreign gases or fluids, — could then be transmitted to the adjacent sense cells. It is difficult to imagine just how an odor, a gas, or any foreign substance held in solution, would affect a sense cell, but they surely do affect them in some way, causing distinct sensations. If we had certain cells placed around the sensory one, for the absorption of these gases or fluids, then the effect would be intensified, or much smaller quantities of foreign matter would cause sensations. If this be true, then one of the sense papillae of *Haliotis*, or groups of cells in *Lima*, might be compared with an ommatidium. In both there are central sense cells surrounded by pigmented, or glandular ones, for the absorption, and therefore intensification, of that particular form of vibration for which the organ is developed.

It is extremely difficult to express in words the difference between a respiratory, or locomotive cell, which is simply irritated to renewed activity by the presence of irritating substances in the water, and one which is a pure sense cell, or destined simply for the reception of such stimuli, which are then transferred to other cells. But we may say that, in general, all cells are susceptible to stimuli from without. Each one may receive directly only stimuli enough to sustain its own vital processes; when, however, it receives more stimuli than are necessary, the surplus being transmitted to other cells, it becomes a sense cell, or a cell specially adapted for the reception of stimuli.

Animals receive stimuli, or energy, in various forms; from the sun, sound, movements and chemical compounds, and they have various forms of organs for the reception of each form of energy. Plants, how-

ever, have but one kind of dynamophagous organ, i.e. chlorophyll, which absorbs only solar energy.

The fully developed eyes of the Vertebrates, and higher Invertebrates, bear the same relation to the isolated ommatidia that the highly developed organs of smell and hearing do to the isolated tactile and olfactory hairs of the lower Invertebrates. In both cases the functional perfection of the fully developed organ depends, primarily, upon the accumulation of the constituent elements at definite localities and their coincident, progressive development; and secondarily, upon the addition of organs for the accumulation or intensification of the vibrations to be transmitted to the seat of perception. In the lower forms, as in the Coelenterates, the sense organs, ocelli, otolithic sacs, olfactory pits, and sense hair papillae, or tentacles, are mainly confined to a narrow ring surrounding the digestive tract. As we have said, the acquirement of certain properties by certain cells of a colony necessitates the loss in a corresponding degree of other faculties. But this loss is, on the other hand, made good by the special development in neighboring cells of those properties lost by the other, and a loss of those it had gained. The dynamophagous, and hylophagous faculties were the first to be specialized. The latter cells were, by the laws governing segmentation, confined to the so-called vegetative pole, while, immediately around them, was formed a ring of sensory cells, increasing in sensitiveness according as the vegetative cells lost this faculty. As this sensory ring was more specialized, its cells became modified in different directions for the reception of various forms of energy, or irritants, giving rise, in close proximity to each other, to ocelli, otolithic sacs, olfactory pits, and sense hair cells.

The almost universal presence, in all kinds of eyes, of some reflecting body showing the greatest variety in structure and origin, indicates that it must have some very important function to perform in the process of vision. Just as pigment, the reflecting body or argentea, may be found in two different localities, where the part it has to play must be essentially different. For instance, reflecting membranes may be found outside the eye, as in Fishes, Cephalopods, Worms etc. or within the eye, behind the retinidia. In the first instance they serve, instead of pigment, for the exclusion of lateral rays of light. The latter they have another purpose, that of reflecting the light so that it passes a second time through the nerve fibrillae of the retinidia; in

other words the argentea, instead of absorbing, like pigment, the rays of light, reflects them, so that the intensity of the light irritation is doubled. The argentea has, then, a function not necessary for the perception of light and it may be absent or present according to the habits of the animal. Nocturnal ones, which must make the most of the little light at their disposal, are consequently well provided with the reflecting surfaces. Those fishes which are best provided with reflectors are either nocturnal, or live in deep water where there is little light.

Many animals, as *Cardium*, *Arca* and *Pecten*, are provided with numerous eyes, rather for the reception of great quantities of light than for fine destinctions of its gradation. Such animals are likewise provided with reflecting surfaces for collecting and economizing the light.

In the very simple, isolated ommatidia, the central cell is colorless, and beneath the retinidium is a layer of refractive granules which, as we may easily see upon a superficial examination, act as minute reflectors to the rays of light which have passed the overlying retinidia. We have here the explanation of the almost universal absence of pigment in the retinophorae, and the predominance which their retinophorae have acquired over those of the pigment cells.

The brilliant sparkle of the faceted eyes of *Arca* is due to the layer of refractive globules at the base of the retinophorae. In *Pecten* the rods are reversed, and it is therefore impossible for the retinophorae to act as reflectors; therefore a single but large, cellular reflector, the argentea, is formed back of the rods. In this case, the argentea has become so perfectly developed in its reflective powers and curvature that rays of light, forming inverted images upon the rods, are perfectly reflected by the argentea, and again brought to a focus so as to form a second image upon the first (Pl. 32, fig. 149). It is extremely probable that the argentea of the Vertebrate eye fulfils the same function as that of *Pecten*.

Just as the formation of inverted images upon the retina is an incidental result of the best concentration of light upon a given surface, so is the formation of a second image by the argentea an incidental result of the most perfect reflection of the light. It is also worthy of notice that both the reflected and incident rays are approximately parallel with the rods through which they pass, and therefore parallel with the axial fibres, but at right angles to the fibrillae of the retinidia.

In the Insecta and Crustacea, the frequent presence of the swelling at the base of the retinophorae, or the pedicel, composed of alternating layers of differently refractive plates, the arrangement of whose

surfaces is so admirably adapted for reflecting light, indicates that they may have a function similar to that of the argentea. This supposition is strengthened by the fact that such structures are often found in nocturnal Insects.

The views expressed concerning the function of the argentea were the result of the direct observation of a second image in the retina of *Pecten*. I inspected all the more probable sources in hopes of finding some hint as to the function of the argentea in other animals, but without success. Even in the large Physiology of Hermann, in Wiedersheim's Comparative Anatomy of the Vertebrates, and in the Histological text-books, I could find no hint or reference to the subject. After my notes upon the argentea were completed, Prof. Dohrn very kindly called my attention to Leuckart's summary in the Handbuch der Augenheilkunde of Graefe and Saemisch, p. 218, where he speaks of the argentea as intensifying the light effect, in that it causes the same ray to pass twice through the same rod. Although there is an agreement between these views, which appear to have been neglected by later writers, and those expressed above, concerning the ultimate effect produced by the argentea, i. e. to intensify the light irritation, there is a radical difference in the manner in which we believe such an effect is produced. According to the view elucidated by Leuckart, first expressed by Brücke (52a) and subsequently repeated by Helmholtz (52b) a ray of light once entering a rod could not leave it on account of the different refractive indices of the cortical layer of the rod and the axial portion; each rod would be acted upon by an incident and reflected ray, both following approximately the longitudinal axis of the rod. According to this view, then, since the rods are parallel with each other, all the incident and reflected rays would also be parallel, and neither an incident nor a reflected image could be formed! That such an effect does not obtain is evident from the fact that a second image is actually formed by the argentea of *Pecten*, proving that the rays of light do not become parallel owing to the reflection caused by the sheath of the rod. In *Pecten*, at least, the rods form a perfectly continuous layer: the difference between the refractive index of the axial core and that of the rod sheath is, in all probability, produced by the differentiating effect of the reagents. That these changes are probably artificial and post-mortem is shown by examining the fresh retina, or lens, when it will be seen that the difference between the refractive indices of the nuclei, cell walls, and protoplasm, is so slight as to produce no disturbing optical effect.

The difference between the refractive index of the nuclei and that of the surrounding bodies is greater than that between the sheaths of the rods and their axial cores; but the light passes without any disturbing effect through several layers of large nuclei and thick cell walls, so that it is not probable that the rods, which are much more homogeneous, would cause any breaking up of the rays of light.

As we construe the facts, the result would be that the rays of light from any external object are brought to a focus upon a definite niveau in the layer of rods, and there act upon a certain layer of cross, retinidial fibrillae, producing at that point an impression of an image; the divergent rays then impinge upon the concave argentea, and, by reflection, come again to a focus in exactly the same place as before, and therefore upon exactly the same set of cross fibrillae. In all parts of the rod layer, except at the common points where both incident and reflected images are formed, no distinct impression will be produced except that of light.

Chapter VII. Remarks upon the Classification of Eyes.

The facts and deductions stated in the foregoing pages tend to show that all eyes consist of ommatidia, upon the construction and arrangement of which depends the perfection of the eye. Therefore any classification of eyes should be founded upon the modification of the ommatidia. But it is certain that many complex eyes have originated independently, in very limited groups of animals. Therefore we can classify eyes, (1) as organs which attain essentially the same ends by various means. Such a classification would entirely ignore the genetic relation of the animals possessing the various types of organs. (2) We may classify eyes — having principally in view the genetic relationship of their possessors. On account of the frequent, independent development of eyes in closely related forms, the latter method cannot be logically applied except in restricted groups, and even then with considerable uncertainty.

Grenacher (39) is inclined to lay great stress upon the fact that the retina in Cephalopods and Heteropods is single layered. His arguments in favor of his opinion are remarkable ones. He says, p. 216: »Am prägnantesten gebe ich vielleicht dem scharfen Gegensatz, in dem ich mich darin zu meinen Vorgängern finde, dadurch Ausdruck, dass ich überhaupt eine »Schichtung« der uns hier beschäftigenden Retina nicht anerkennen kann, und den Gebrauch dieses Wortes als

inadäquat dem wirklichen Sachverhalte verwerfen muss. Der Ausdruck ist ein Überbleibsel einer irrigen Auffassung und Deutung der Beobachtungen, daher bei der Einführung einer neuen, besseren, zweckmäßig völlig zu cassiren; mag er für die Wirbelthierretina auch noch so gut am Platze sein, hier, wie überhaupt bei Evertebraten, ist er es nicht. Man halte es nicht für bloße Wortklauberei, wenn ich ihn beseitigt wünsche: die Worte des wissenschaftlichen Sprachgebrauches sollen doch ein möglichst richtiges Bild, nicht aber falsche Vorstellungen von den Dingen, die sie zu bezeichnen haben, geben. — Ein Beispiel wird wohl am besten zeigen, aus welchen Gründen ich den Ausdruck beanstande. Sieht man einer aufgestellten Reihe Menschen, etwa Soldaten, entlang, spricht man da von einer »Schicht« Köpfe, einer Brust-, Bauch-, Bein-»Schicht«? Genau so, wie hier Kopf, Brust, Bauch und Beine integrirende Bestandtheile derjenigen Individualitäten sind, aus denen sich die ganze Reihe zusammensetzt, genau so sind auch die Zellenschicht, Pigmentschicht, Stäbchenschicht nur gebildet aus Differenzirungsproducten derjenigen Einheiten, aus denen sich die Retina aufbaut: der Retinazellen.«

He has made a most excellent comparison, but unfortunately for him it proves just the opposite of what he desired! According to this comparison, the different zones are formed by the different parts of exactly similar cells; that is if there is a rod layer, a pigmented layer, etc., there should be a corresponding part in each and every cell. That is, every cell should have a rod, a pigmented band, a colorless portion etc. This he knows is absurd and cannot be true, for in the Arthropods there are several rows of pigment cells; some secrete rods and some do not, and again some are colorless and give rise to the crystalline cones. In *Limulus* and *Scorpio*, Lankester has proven that there are two or three layers of pigment cells which secrete no rods, while there are colorless cells which do. In the Cephalopods and Heteropods he has just taken especial pains to demonstrate that there are two destinct and widely different kinds of cells present, some producing the rods, and the others, according to him, secreting the limiting membrane. If he will take the pains to refer to Hensen's excellent work (12), he will find that the retina of *Pecten* consists of two distinct parts, an outer layer of ganglionic cells, and an inner one consisting of the retinophorae bearing the rods. These facts are sufficient to show that Grenacher's stand on the subject has been poorly chosen. I cannot agree with him, for my own observations tend to show that in all Molluscan eyes, except the faceted ones of *Arca*, there is a tendency

for the retinulae, or pigmented cells to lose their rods, and become transformed into ganglionic ones. According as this process is more or less complete, we have a greater or less tendency to form layers of retinulae, ganglionic cells, and retinophorae.

It is difficult to give any satisfactory definition, covering all cases, of a single or double layer of cells. Compound layers may obviously arise in two ways; by folding, or by delamination. He who would regard the retina of Cephalopods, Heteropods, and *Pecten*, for instance, as a single layer, must do the same for the retina of the Vertebrates (not including the choroidea). If we regard the retina of Vertebrates as single layered, because it originated from a single embryonic layer, then we would have the same right to say that the brain consists of a single layer of cells. We would also have to regard the entire ommateum of the compound Arthropod eye, together with its underlying optic ganglion, as forming a single layer, since both have originated from a single row of hypodermic cells. But both of these extremes lead to an evident absurdity. The retina of the Cephalopods or Heteropods is no more formed of a single layer of cells than the optic ganglion and ommateum of the Arthropod eyes: the latter represent an extreme condition of the same kind of change that is going on in the eyes of Cephalopods, *Pecten*, or Vertebrates. In all sensitive layers, a delamination of the single row of embryonic, hypodermic cells, into sense and ganglionic ones, takes place. In Cephalopods for instance, the delamination has resulted in the production of the optic ganglion and the retina, both of which are never entirely separated from each other. The retina then undergoes still further delamination, in that some of its cells become ganglionic, but without being separated any distance from the true sense cells. The retina in Vertebrates has undergone an exactly similar process. The separation of the retina from the optic ganglion (the thalamencephalon) takes place very early, and is modified by secondary changes. A further delamination of the primitive retina into several layers gives rise to numerous strata of ganglionic cells, which only differ from those of the brain in that they are not so far removed from the true sense cells. The same process has occurred in *Pecten*, as well as in *Haliotis*, except that in the latter case the number of ganglionic cells closely united to sensitive ones is very small. In Arthropods, the delamination of the single row of primitive, hypodermic cells early gives rise to the optic ganglion and ommateum, all the ganglionic cells being removed from the ommateum to the optic ganglion. An ommateum therefore consists entirely of sense cells and pro-

tective ones, or retinulae; the arrangement of the cells is necessarily such that there is no room for ganglionic ones. This applies to the compound eyes of *Arca* as well as those of Crustacea and Insects. In the ommateum, there is a very marked effort to from a single layer, since each of the retinulae and retinophorae, although greatly enlarged at varying levels, invariably extend from the inner to the outer surface of the ommateum. But still in the strictest sense it cannot be regarded as a single layer, since it contains also the nerve fibres, which must be considered as the outer ends of ganglionic cells originally situated between the ommateal cells.

We shall attempt to follow the ommatidia in their various phases of modification.

Among those heliophagous organs less specialized than the ommatidia, may be mentioned chlorophyll, the red eye spots of zoospores and of Protozoa; the ill-defined red, yellowish or black pigment spots found upon the general epithelium, or upon the tentacle tips of larval Echinoderms, Worms etc.; the red, orange, or black, star-shaped chromatophores of many Crustacea and Coelenterates; the chromatophores of Cephalopods, and the beautifully radiating pigment cells so commonly found in the larvae of pelagic fishes. Although the highly complicated Cephalopod chromatophores, the development of which shows that they have several points of resemblance to the ommatidia, may be useful as protective organs, it does not follow that this is their only function, neither could it have been their principal, or original one, for on this supposition we can give no satisfactory explanation of their origin. It is more than probable that they still act as heliophags, and that their protective function is an incidental and secondary one.

There are often very extensive deposits of pigment at the outer ends of epithelial cells in Molluscs, and therefore in just those places where the retia terminalia are most abundant. When the pigment serves a purely protective purpose, it is deposited at the inner ends of the cells, as in the iris of *Pecten*. A still farther differentiation is produced by the development, at certain, limited areas, of a clear space beneath the very outer layer of the cuticula; this space contains the greater part of the retia terminalia, while just beneath is the stratum of pigment.

Beginning with a simple pigmented layer, ommatidia arise by the formation of pigmented cells around a central colorless one provided with a nucleolated nucleus. Such organs undergo the following changes: (1) they collect at certain points to form ommateal tracts; (2) the color-

less cells, or retinophorae, become double, and acquire axial nerve fibres; (3) the retinidial cuticula becomes thickened, and over each cell divides into segments, the rods, containing specialized parts of the retia terminalia; and (4) the retinophorae develop argentinulae. Groups of such ommatidia may remain upon an even surface, or become invaginated; in either case they form a retineum (e.g. pseudo-lenticulate eyes of *Arca* or *Haliotis*). If both the retinulae and retinophorae retain their rods, which form a continuous layer, a primitive retineum is produced (e. g. *Haliotis*). If the retinulae still retain their pigment, but lose their rods, a secondary retineum is formed (Heteropods and Alciopidae): this is a condition prior to the formation of a retina. If the ommatidial tract becomes convex, the retinulae lose their rods and form a protective ring around the highly developed rods of the retinophorae. The rods, therefore, no longer form a continuous layer, and an ommateum is produced (compound eyes of *Arca*).

In all Molluscs the rods retain their primitive, terminal position. Arthropods are characterized by the frequent presence of axial rods, the terminal ones being found only in the simplest ocelli. In the latter case the ommatidia form invaginate retinea which may without other change be gradually converted into an invaginate ommateum, by the development of axial rods in the retinophorae (Spiders, Scorpions and *Limulus*). In the latter genera, the retinophorae increase to five or ten in number. By the evagination of the cup-like ommateum, this form reaches its highest perfection, giving rise to the compound eyes of Insects and Crustacea; during this process, the retinophorae of each ommatidium increase to four in number.

By the great development of the retinophorae and their rods, and the conversion of the retinulae into colorless, ganglionic cells, a retina is formed (*Pecten* and Vertebrates). The latter always contains a great many ganglionic cells in intimate association with the retinophorae. In a retineum, there are very few ganglionic cells; in the ommateum there are none.

In a retina, the inverted position of the rods is due to the development of the outer wall of the optic vesicle, instead of the inner.

Some of the more important groups of ommatidia may be arranged in the following manner:

- ***I. ommatidia diffuse.***
  - (A) chromatophores; (modified ommatidia) — *Coelenterates.* (?); *Molluscs.*; *Crustacea.* (?); *Worms.* (?); (*Universal.* [?])
  - (B) isolated ommatidia:
- ***II. ommatidia aggregate.***
  - (A) ommatidial tracts: retinidial cuticula, thin; no rods developed. (*Mollusca.*)
  - (B) pseudo-lenticulate; ommatidial tracts, non-invaginate, or but slightly so; rods form a lens shaped, unprotected protuberance. — *pseudo lenticulate eyes of Arca and of Coelenterates.*
  - (C) invaginate:
    - (a) retinœum:
      - (1) primary: optic cups, or vesicles; corneal cuticula forms a vitreous body ± a primary lens. — *Coelenterata, Mollusca, Worms.*
      - (2) secondary: optic vesicles; tripoblastic; vitreous body ± primary[1] or secondary lenses. — *Arthropod ocelli. Stemma.*
    - (b) retina: optic vesicle; anterior wall forms the retina; tripoblastic; cellular lens. — *Pecten and Vertebrates.*
    - (c) ommateum: optic vesicles; cuticula lens, single and secondary. — *Spiders, Scorpio, Limulus.*
  - (D) evaginate; ommateum.
    - (1) monoblastic; corneal cuticula present, but no lens is formed. — *Arca, Pectunculus.*
    - (2) dipoblastic; a modified optic vesicle: corneal cuticula present forming no lens, or many. — *Compound Eye of Insects and Crustacea.*

[1] A primary cuticular lens is one formed by the corneal cuticular within the optic vesicle; a secondary one is formed by the cuticula of the hypodermis overlying the optic vesicle.

Technique.

Notwithstanding the fact that a considerable number of workers have given their attention to the study of the eyes of *Pecten* and related genera, no progress in our knowledge of these interesting organs has been made since HENSEN published his studies upon the eyes of the Cephalopods; indeed many points, clearly demonstrated by him, were by later writers entirely overlooked.

If we have made any addition to the knowledge of this subject, it is only because the treatment to which the tissues are now subjected allows us to demonstrate with ease what, twenty years ago, would have been impossible. As it required much time and patience to find a reagent with which the eyes could be properly preserved, it will, perhaps, not be amiss if I should describe the methods by which the results given above have been obtained.

In the study of the various components of these complicated organs, it was necessary to resort to different methods for the study of different parts; no one treatment was found by which all the facts given could be observed. Almost any of the ordinary reagents would preserve sufficiently well the cells of the cornea, iris and lens. More care in the choice of fixing reagents was necessary for a proper treatment of the outer ganglionic layer and the retinal cells, while it was only after repeated trials of all the reagents at my command, with their various combinations and methods of application, that I was, at last, enabled to obtain the rods, with their complex network of ganglionic fibres, in a tolerable state of preservation.

The eyes of *Pecten* have been studied fresh, as well as by means of sections and maceration. The principle underlying my whole method of treatment, when sections have not been used, has been to harden the tissues a very little, and then macerate. After staining in picro-carmine, which I consider in such cases to be better than alcoholic solutions, the isolated cells are examined in a medium with a very low index of refraction; either distilled water or the macerating fluid. When I desired to keep the preparations for further study, I was obliged to use acetate of potash, a good preserving medium with a low index of refraction, but for soft macerated cells, it must be used with great care, for it often causes considerable shrinkage.

The young *Pectens*, from 1 to 3 mm long, were thrown into a mixture of equal parts of concentrated sublimate and picro-sulphuric

acid, and, after being fixed, were washed in 35, and 70% alcohol. The shells are then opened and the edges of the mantle dissected out with needles. In this manner, the shape of the mantle is retained, whereas if removed before hardening it becomes very much coiled and twisted by the reagent. If now one tries to cut the curved mantle edge, itwill be a mere chance if accurate cross sections are obtained. Moreover, one is never sure of getting sections of eyes in the desired stages. To save time, I cut each mantle edge, according to its size and curvature, into three or four pieces, which are then tolerably straight. As many as 20 or 30 of these pieces, after being stained etc., are transferred to a watch-glass full of melted paraffine. With a little care, 10 or 12 pieces, with their long axes parallel, may be arranged in a bundle on the bottom of the watch-glass. After cooling, the bundle may be cut out and sectioned »in toto«.

Weak solutions of sulphuric acid in sea water (15 drops to 30 grams) have been used with good results; the only drawback to this reagent is the difficulty of getting a sharp stain. KLEINENBERG's alcoholic haematoxylin seems to give the best results. There are difficulties in using sulphuric acid; for it is necessary to fix the mantle while still attached to the shell, so that crystals, seriously interfering with the sectioning, are precipitated upon the tissues. Some of the sections were examined in balsam, others in glycerine or acetate of potash. A large number of sections both of young and adult eyes were mounted in Sandarack dissolved in absolute alcohol. For fibrous structures and very fine nerves, it gave good results on account of its low index of refraction, but at the end of two or three weeks the sections were absolutely worthless.

In order to study the very complex structure of the adult eye, it was found necessary to resort to a different reagent for almost every component of the eye. A great deal of time was spent in trying to discover some method by which good sections could be obtained, showing, at the same time, all the various structures.

One of the most useful reagents was chromic acid[1]; the most varied results were obtained by different methods of application as regards strength, time of action, and temperature of the solution, or by various combinations of all three. For instance chromic acid of $^1/_{20}$ to $^1/_5$ %, for 30 to 40 hours, utterly failed to give any conception of the

[1] All solutions of chromic acid were made from a 1% solution in distilled water, subsequently diluted with sea water.

structure of the rods, while other parts of the retina, and of the eye itself, were well preserved: but when allowed to act for half an hour, at a temperature of from 50 to 55° C., the most perfectly preserved rods with their nervous networks were obtained, while, on the other hand, the remaining tissues became so granular and homogeneous as to be unfit for study. Chromic acid, $^1/_{10}$ %, when allowed to act from one to three or four days, did not give good results, whereas, if the eyes were placed in $^1/_{10}$ % for half an hour, in order to kill them, and then left for twenty-four hours in $^1/_{20}$ % chromic acid, and twenty-four hours more in $^1/_{10}$ %, and finally for forty-eight to sixty hours in $^1/_5$ %, the best results, as regards a good fixation of all the parts of the eye, were obtained.

For the cornea and general epithelium, picro-chromic acid gave the best results. In such preparations, the teeth of the cornea and of the pigmented epithelium may be most easily seen.

The lens is best prepared for sections by either sulphuric, or picro-sulphuric acid; by the first reagent, the shape is best retained, and the lens itself is less liable to be drawn away from the surrounding tissue; the latter reagent, however, brings out more sharply the configuration of the cells, and allows a better stain of the nuclei to take place.

Treatment with chromic acid, $^1/_5$ % for twenty-four hours, gives the best result for the layer of nervous fibres just below the septum, and also for the outer layer of ganglionic cells and their fibrous prolongations. In order, however, to study to the greatest advantage the arrangement of these fibres, the retinophorae should be somewhat shrunken; this can be done by treating the eyes for two or three days with $^1/_5$ % chromic acid.

The retinophorae are well preserved by nearly all the reagents; but either in sublimate, or in picric acid, or in their combinations, they become slightly granular, and remain so closely packed that it is difficult to distinguish the cell boundaries. Chromic acid, by which the cells are somewhat shrunken, gives preparations in which the boundaries and general arrangement of the retinophorae may be most easily studied.

The rods with their retinidia, and the subjacent vitreous network, are best prepared by treatment with $^1/_5$ % chromic acid at 50° C., for $^1/_2$ an hour. The wall of the rod remains clear and glassy, but slightly tinged with yellow. The central core is less refractive, and with good light the nervous network may be easily seen. I was for a long time greatly puzzled to understand certain

structures observed in retinas macerated in weak sulphuric acid. This treatment usually eats off the ends of the rods, which first become longitudinally striated, or fibrous, leaving the basal ends attached to the retinophorae. Between the remnants of each rod, could then be seen a short, conical projection, attached to the pseudo-membrane. For a long time I regarded these structures, which showed great regularity in shape and position, as a set of cones similar to those of the Vertebrate eye, and belonging to the long and slender retinophorae. But by treatment with hot chromic acid the cones had disappeared, and I finally discovered that they were produced by the sulphuric acid, which coagulated the external nerve fibres of the rods, causing them to adhere to the pseudo-membrane in the shape of the conical projections referred to above. All reagents, applied in whatever manner, caused a disarrangement of the rods, so that, in most cases, the whole retina was drawn away from the sclerotica toward the centre of the eye, leaving a larger or smaller space between the bases of the rods and the argentea. When hot chromic acid of 60° C., or picro-sulphuric acid of the same temperature, was used, the effect was nearly obviated, but on the other hand, the relations of the retina, lens etc., to each other were greatly disturbed. In order to obtain the best preparations, with all the parts in the most natural position, it is necessary to kill the eyes first with $^1/_{10}\%$ chromic acid for $^1/_2$ hour, then allow them to remain in chromic acid, $^1/_2\%$ for 24 hours; $^1/_{10}\%$ for 24 hours; and finally $^1/_5\%$ for 48 hours or more[1]. Next to this method, I think that solutions of sulphuric acid (20 drops to 50 grams) give the best preparations for every thing except the rods.

The double layer of the sclerotica, and the fibres penetrating it, can be seen in sections of eyes treated for 24 hours in $^1/_5\%$ chromic acid. Besides these methods almost all the other reagents have been tried, in different combinations and at different temperatures, but with poor results.

Maceration and dissection.

For isolation of the pigmented epithelial cells, and the cells of the cornea, weak solutions of MÜLLER's fluid, or bichromate of potash, gave excellent results. For the maceration of all other elements, I have used

[1] The smaller eyes of other species of *Pecten* are much more easily prepared, but, on account of their small size, are not so good for study.

either weak chromic. or sulphuric acid. For the outer ganglionic cells, which are very difficult to isolate, maceration in $^1/_{50}\%$ chromic acid gave excellent results, after previously fixing the tissue in $^1/_5\%$ for a few minutes.

For the retinophorae, $^1/_{20}\%$ chromic acid for 4 or 5 days proved very useful.

Treatment with sulphuric acid, 5 drops to 30 grams of sea water, gave the very best results for the nerve endings in the retinophorae, — not in the rods — and for the nervous, inner prolongations of the outer ganglionic cells. It was only by prolonged maceration, twenty days or more, that the inner ganglionic cells could be separated from the retinophorae.

In order to isolate pieces of the cornea with the subjacent pseudocornea and the circular fibres on the outer surface of the lens, it is better to macerate the eyes in sulphuric acid. In the same way, the lens, which, by this treatment, retains to perfection its natural shape, may be dissected out and studied to advantage.

It is necessary for the study of the circular retinal membrane, the septum, and the retina itself, to isolate the latter intact. Maceration in chromic acid either makes the retina too brittle, or too inconsistent, while the nerve fibres of the axial nerve branch remain so firmly attached to the retina that it is difficult to isolate it without injury. But this may be easily and successfully done by maceration, for 1 or 2 days, in a weak solution of sulphuric acid. By this treatment, the retina, together with the septum and circular retinal membrane, remains intact, while its connections with the wall of the eye are so weakened that there is little difficulty in detaching the retina entire.

The color of the red pigment layer is destroyed by all reagents except sublimate: but after it is once fixed in this manner, it is not altered by any subsequent treatment.

In *Pecten Jacobaeus*, it is only possible to isolate the retinophorae by maceration; by treating with hot chromic acid, their rods may be isolated without the cells.

By macerating the small eyes of *Pecten opercularis* in rather strong sulphuric acid, the entire retinophorae together with the rods may be isolated, giving very instructive preparations.

The peripheral, outer ganglionic cells may be seen by macerating the eyes for 24 or 48 hours in sulphuric acid, and then studying the outer surface of the isolated retina.

The argentea may be very easily separated in large sheets, by macerating for 4 or 5 days in bichromate of potash.

Sulphuric acid has proved to be a most valuable macerating, as well as preservative reagent. In weak solutions (40 drops to 50 grams) entire Molluscs, without the shell, have been kept in a perfect state of preservation for more than six months. For cilia and nerve endings, it is exceptionally good. Besides preserving the lens, which may subsequently be isolated in perfect condition, it has been of great value in isolating the entire retina, the different layers of which may then be studied »in toto«.

In the study of the eyes of *Arca* as well as those of *Pectunculus*, I have had special recourse to maceration of the eyes either in MÜLLER's fluid or chromic acid. I find that the use of undiluted MÜLLER's fluid for 24 hours gives more satisfactory preparations than a weak solution for a longer period. Chromic acid ($^1/_5\%$) for 10 or 12 days gave most of the preparations from which my drawings of the nerve endings were made. I have found that a few drops of acetic and osmic acid added to distilled water give a very energetic macerating fluid for the epithelium of marine Mollusca. It was in preparations made in this way that I first observed, in the compound eyes of *Arca*, the very delicate continuations of the inner ends of the pigmented cover cells to the outer surface. My studies upon this subject have convinced me of the very great importance of a thorough control over a good method of isolating the cells. I have not found any method by which all the structures of the cells could be equally well preserved: it was, therefore, necessary to use several different macerating fluids in order to discover the effects of each fluid upon the individual elements, so that by comparison we might distinguish between the pathological and normal characters. Besides preparations of isolated cells, I have studied sections of the mantle edge fixed in picro-chromic-osmic (FOL), and chromo-acetic-osmic acid, as well as in picro-sulphuric acid.

Die Redaction erlaubt sich zu pag. 687 eine Anmerkung. Während des Druckes der PATTEN'schen Arbeit hatten die Herren PAUL MAYER und WILH. GIESBRECHT die hier seltene Gelegenheit, 3 große lebende Exemplare von *Euphausia* (1 ♀ mit Embryonen) zu untersuchen. Isolirte und während der Beobachtung mit dem zusammengesetzten Mikroskope unter dem Deckglase zerquetschte Brustaugen leuchteten stark; das Licht strahlte höchst wahrscheinlich vom Stäbchenbündel aus. Ein unverletztes Thier wurde in der Rückenlage mit Ammoniaklösung gereizt; sofort traten sämmtliche sog. Augen als eben so viele leuchtende Punkte hervor, während der Rest des Körpers dunkel blieb. Etwa $^1/_2$ Minute lang leuchteten die Brust- und Bauchorgane äußerst lebhaft, die Organe in den Stielen der zusammengesetzten Augen schwächer; selbst im Halbdunkel waren die blaugrünen Lichtpunkte mit bloßem Auge deutlich sichtbar. Die Angaben von SARS erfahren hierdurch eine Bestätigung.

Literature.

Pecten.

1. Poli, Xaverio Josepho, Testacea utrisque Sieiliae, etc. T. II. 1795. *Spondylus Gaideropus:* pl. XX fig. 1, 2, 4 and 5, p. 107. *Pecten Jacobaeus*: pl. XXVII fig. 5, 14 and 15, p. 153.
2. Garner, Robert, On the Nervous System of Molluscous Animals. in: Trans. Linn. Soc. London 1837, p. 488. Figures are given in: On the Anatomy of the Lamellibranchiata Conchiferous Animals. in. Trans. Zool. Soc. London. Vol. II., 1841. Pl. 19 fig. 1 and 3.
3. Krohn, A., Über augenähnliche Organe bei *Pecten* und *Spondylus*. in: Arch. Anat. Phys. 1840. p. 381—386. Taf. 11.
4. Grube, E., Über Augen bei Muscheln. in: Arch. Anat. Phys. 1840. p. 24—35, Taf. 3 Fig. 1—3.
5. Will, Fr., Über die Augen der Bivalven und der Ascidien. in: Froriep, Neue Notizen aus dem Gebiete d. Nat. u. Heilkunde. Bd. 29, 1844. p. 81—87 und 99—103.
6. Chiaje, St. delle, Miscellanea Anatomico Patologica etc. Tomo II. Napoli 1847. Spiegaz. delle fig: Tav. 70 fig. 16, 17 and 18.
7. Siebold, C. Th. v., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Berlin 1848. p. 261.
8. Duvernoy, G. L., Mémoire sur le système nerveux des Aeéphales. in: Mém. Acad. Sc. Tome 24. 1852.
9. Leydig, Franz, Lehrbuch der Histol. des Menschen u. der Thiere. Frankfurt a. M. 1857. p. 261.
10. Bronn, Classen und Ordnungen etc. Bd. 3. Abth. I. 1862.
11. Keferstein, Wilhelm, Untersuchungen über niedere Seethiere. IX. Über den Bau der Augen von *Pecten*. in: Zeit. f. w. Zool. 12. Bd. 1862. p. 133—136. Taf. 7.
12. Hensen, V., Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeit. f. w. Zool. 15. Bd. 1865.
13. Chatin, J., Bulletin de la Société Philomatique. Paris 1877.
14. Gegenbaur, C., Grundriss der vergl. Anat. 2. Aufl. 1878.
15. Hickson, Sidney J., The Eye of *Pecten*. in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 20 1880. p. 443—455. Pl. 24 and 25.
16. —— The Eye of *Spondylus*. ibid. Vol. 22. 1882. p. 361—363.
17. Schmidt, E. O., Handbuch der vergl. Anatomie. 8. Aufl. Jena 1882.

18. Sharp, Benj., On the visual Organs in Lamellibranchiata. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd. 1883.
19. Carrière, J., Die Sehorgane der Thiere. 1885.

Other Molluscs.

20. Babuchin, A., Vergleichende histologische Studien. I. Über den Bau der Cephalopoden-Retina. Würzburger Naturwiss. Zeitschr. 5. Bd. 1864.
21. —— Über den Bau der Netzhaut einiger Lungenschnecken. Sitzungsber. der k. Akademie der Wiss. in Wien. 52. Bd. Abth. I. 1866. p. 16—27.
22. Hensen, V., Über den Bau des Schneckenauges. in: Arch. f. Mikr. Anatomie 2. Bd. 1866. Pl. 21. p. 399—430.
23. Schultze, M., Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. Arch. f. Mikr. Anat. 5. Bd. 1869. Taf. I u. II. p. 1—24.
24. Bonnet, Ch., Collection complète des oeuvres de Ch. Bonnet. Tome V. 1. 1871.
25. Hoffmann, K., Über die Pars ciliaris Retinae und das Corpus epitheliale lentis des Cephalopodenauges. Über die Stäbchen in der Retina des *Nautilus*. Niederl. Arch. Z. 1. Bd. 1872.
26. Hugnenin, Neurologische Untersuchungen. I. Über das Auge von *Helix pomatia*. Zeit. f. w. Zool. 22. Bd. 1872.
27. Grenacher, H., Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zeit. f. w. Zool. 24. Bd. 1874.
28. Lankester, E. Ray, Observations on the development of the Cephalopoda. in: Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 15. 1875.
29. Rabl, C., Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jena. Zeit. Naturw. 9. Bd. 1875.
30. Simroth, H., Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere. Zeit. f. w. Zool. 26. Bd. 1876, p. 227—349. Taf. 15—21.
31. Bobretzky, A., Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden. Moskau 1877.
32. Semper, C., Über Sehorgane vom Typus der Wirbelthieraugen. Wiesbaden 1877.
33. Rabl, C., Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrbuch. 5. Bd. 1879.
34. Bergh, R., Die Doriopsen des Mittelmeeres. Jahrb. D. Mal. Ges. 12. Jahrg. 1880.
35. Carrière, J., Studien über die Generationserscheinungen bei den Wirbellosen. Würzburg 1880.
36. Fraisse, Paul, Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeit. f. w. Zool. 35. Bd. 1881.
37. Trinchese, S., Per la fauna maritima italiana. Aeolididae e famiglie affini. in: Atti Accad. Lincei (3). Mem. Vol. II. 3—142. 1881.
38. Ryder, J. A., Primitive visual Organs. Science. Vol. II. p. 739. 1883.
39. Grenacher, H., Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abh. Nat. Ges. Halle. 16. Bd. 1884.
40. Hilger, C., Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges. Morph. Jahrb. 10. Bd. 1885.
41. Bütschli, O., Nachschrift zu vorstehender Arbeit.
42. Carrière, J., On the Eyes of some Invertebrata. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 24. 1884. p. 673—681.

48. Grenacher, H., Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. II. Das Auge der Heteropoden. in: Abh. Halle. 1886.
44. Moseley, H. N., On the presence of Eyes in the Shells of certain Chitonidae etc. in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 25. 1885.

Arthropods.

45. Müller, J., Zur Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826.
46. Gottsche, C. M., Beitrag zur Anatomie und Physiol. des Auges der Fliegen und Krebse. Müller's Arch. f. Anat. u. Phys. 1852. p. 483—492.
47. Claparède, E., Morphologie des zusammengesetzten Auges bei den Arthropoden. Zeit. f. w. Zool. 10. Bd. 1860.
48. Leydig, Fr., Lehrbuch der Histologie. 1857. Das Auge der Gliederthiere. Tübingen 1864. Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
49. Weismann, A., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Zeit. f. w. Zool. 14. Bd. 1864.
50. Schultze, M., Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insecten. Bonn 1868.
51. Exner, S., Über das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. in: Sitzungsber. Wien. Akad. 72. Bd. 3. Abth. 1875.
52. Leuckart, R., Organologie des Auges. in: Graefe u. Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. 2. Bd. 1874. 1. Abth. p. 290.
52 a. Brücke, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1844. p. 445—451.
52 b. Helmholtz, Physiol. Optik. 1867. p. 167—189.
53. Schmidt, O., Die Form der Krystallkegel im Arthropodenauge. in: Zeit. f. w. Zool. 30. Bd. Suppl. 1878. p. 1—12.
54. Grenacher, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.
55. Grobben, C., Die Entwicklungsgeschichte von *Moina rectirostris*. Arb. d. Zool. Inst. Wien 1879. 1. Bd.
56. Graber, V., Über das unicorneale Tracheaten- und speciell das Arachnoiden- und Myriapoden-Auge. in: Arch. Mikr. Anat. 17. Bd. 1879. p. 58—94. with 3 Pls.
57. Sograff, N., Vorläufige Mittheilung über die Organisation der Myriapoden. in: Zool. Anz. 2. Jahrg. 1879. p. 16.
58. —— Anatomie von *Lithobius forficatus*. Moskau 1880. 4°. 3 Pl.
59. Grenacher, H., Über die Augen einiger Myriapoden. in: Arch. Mikr. Anat. 18. Bd. 1880. p. 415—467. With 2 Pls.
60. Notthaft, Jul., Über die Gesichtswahrnehmungen mittels des Facettenauges. in: Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. 12. Bd. 1880. p. 35—124. T. 1—3.
61. Exner, S., Die Frage der Functionsweise der Facettenaugen. in: Biol. Centralblatt. 1. Bd. 1881—82. p. 272.
62. Lankester, E. Ray and Bourne, A. G., The minute Structure of the Lateral and the Central Eyes of *Scorpio* and of *Limulus*. in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 23. 1883.
63. Viallanes, H., Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. I. Le ganglion optique de la langouste (*Palinurus vulgaris*). Bibliothèque de l'école des Hautes Etudes sect. des Sc. nat. Tome 29. 1884.

II. Le ganglion optique de la Libellule (*Aeschna maculatissima*). Ann. Sc. N. (6) Tome 18. No. 4—6.

64. Ciaccio, V. G., Figure dichiarative della minuta fabbrica degli occhi de'Ditteri. Bologna 1884.

65. Lowne, B. Thompson, On the Compound Vision and the Morphol. of the Eye in Insects. Trans. of Linn. Soc. of London. Vol. 2. Part 11. 1884.

66. Hickson, Sidney, J., The Eye and Optic Tract of Insects. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 25. 1885.

67. Carrière, J., Einiges über die Sehapparate von Arthropoden. Biol. Centralblatt. 5. Bd. 1885.

68. Exner, S., Über Cylinder, welche optische Bilder entwerfen. in: Arch. Phys. Pflüger. 38. Bd. 1886.

69. Carrière, J., Kurze Mittheilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anz. 9. Jahrg. No. 217. 1886.

General Works.

70. Blanchard, R., Sur les Chromatophores des Céphalopodes. in: Compt. Rend. Tome 96. p. 655—657.

71. Carrière, J., Die Augen von *Planaria polychroa* etc. Arch. Mikr. Anat. 20. Bd.

72. Claus, C., Über *Charybdea marsupialis*. Arb. Zool. Inst. Wien. 1878. 1. Bd.

73. —— Studien über Polypen und Quallen der Adria. Wien 1877.

74. Haeckel, E., Über die Augen und Nerven der Seesterne. Zeit. f. w. Zool. 10. Bd. 1860.

75. Hamann, O., Nervensystem und Sinnesorgane der Echinodermen. Zeit. f. w. Zool. 39. Bd. 1883.

76. Hertwig, O. u. R., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.

77. Girod, P., Recherches sur la peau des Cephalopodes. in: Arch. Zool. Expér. (2). Vol. 1. p. 225—266.

78. Greeff, R., Über die pelagische Fauna an den Küsten der Guinea-Inseln. Zeit. f. w. Zool. 42. Bd. 3. Hft. 1885.

79. —— Untersuchungen über die Alciopiden. Nova acta Acad. Leopold. Carol. Vol. 39. 1876.

80. —— Über pelagische Anneliden von der Küste der canarischen Inseln. Zeit. f. w. Zool. 32. Bd.

81. Graber, V., Über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit einiger Meerthiere. Sitzungs-Ber. Akad. Wien. 91. Bd. 1885.

82. —— Morphologische Untersuchungen über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer. Arch. f. mikr. Anat. 17. Bd. 1880.

83. Mayer, Paul, Über Farbenwechsel bei Isopoden. in: Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 1 Bd. 1879. p. 521—522.

84. Meyer, Ed., Zur Anatomie und Histologie von *Polyophthalmus pictus*. in: Arch. f. mikr. Anat. 21. Bd.

85. Leydig, Fr., Die augenähnlichen Organe der Fische.

86. Sarasin, C. F. und P. B., Über einen mit zusammengesetzten Augen bedeckten Seeigel. in: Zool. Anz. 8. Jahrg. No. 211. 1885.

Explanation of the Plates.

Plate 28.

On the Development of the Eyes of *Pecten opercularis* and *Pecten pusio*.

*ag*¹. outer layer of argentea.
*ag*². inner » » »
b.b. basal, or axial, branch of optic nerve.
b.s. blood sinus.
c. cornea.
c.g. cuticular gland.
c.op.v. cavity of optic vesicle.
cp.n. circumpallial nerve.
c.t.c. connective tissue capsule of the eye.
cu. cuticular covering of the shell.
d.c.c. inner row of ganglionic cells.
d.m. depressor muscles of the eye.
E. Eye.
g.c. ganglionic cells.
hy. hypodermis.
hy.c. hypodermis core of young eye.
i. iris.
l. lens.
l.b. lateral, or ganglionic, branch of the optic nerve.
n.f. nerve fibres.
n.r.f. nuclei of the retinophorae.
o.f. ophthalmic fold.
op.n. optic nerve.
pg. pigment.
ps.c. pseudo-cornea.
r. retina.
rh. rods.
r.m. rector muscles of the eye.
r.v. rete vitrosum.
s. septum.
sc. sclerotica.
s.c.c. outer layer of ganglionic cells.
sh.f. shell fold of the mantle.
s.l. suspensory ligament.
s.pa. sensory papilla.
t. tentacle.
ta. tapetum.
v. velum or velar fold of the mantle.

Fig. 1. Section through the mantle edge of a young *Pecten opercularis* (2 mm long) in the neighborhood of the hinge. The ophthalmic fold is not developed in this region; on the side next the branchial cavity, the wall is thrown into several ciliated folds, *a*, of which the outer is characterized by peculiar tufts of cilia over each cell.

Fig. 2. Section through the median part of the mantle edge of *P. opercularis* (5 mm long). At the summit of the ophthalmic fold is a problematical cell *x*; at *y*, is one of the minute transitional and invaginate eyes.

Fig. 3. Section through the mantle edge, near the hinge, of *P. opercularis* (2 mm long), showing the thickened folds, *a*, on the branchial side of the mantle, and the bilobed ophthalmic fold, *o.f.*

Fig. 4. Section through a young eye of *P. opercularis*, showing the first stages in the development of the optic vesicle, already surrounded by the connective tissue capsule, into the retina, argentea and tapetum. Cam. Hart. obj. 7, oc. IV. tube out.

Fig. 5. Section through a more advanced eye of *P. opercularis*, in which are shown the first traces of the lens, *l*, the thickened retinal layer, *r*, the inner and outer layers of the argentea, *ag*¹ and *ag*², and the tapetum, *ta*. The iris has made its first appearance as a ring of pigment granules, *i*. Cam. obj. XX. Leitz, oc. III.

Fig. 6. Section through the mantle of *P. varius*, showing a young sensory tentacle, *s.pa*, with the rudiments of the tentacular nerve formed by the prolife-

ration of the hypodermic cells, *x;* at the summit of the papilla is a specially large tuft of sense hairs. The cuticula over the summit of the ophthalmic fold was unusually thick. Cam. Hart. obj. 7, oc. II.

Fig. 7. Section through the mantle edge of *P. operciilaris,* showing the development of a tentacle, *t,* between the ophthalmic fold and the eye; *s.pa.,* is a pigmented sense hair papilla which occupies the usual position of the young eyes; *x,* one of the problematical cells which occur at regular intervals along the summit of the ophthalmic fold.

Fig. 8. A pigmented sense hair papilla whose sense cells, *g.c.* are being transformed into ganglionic ones.

Fig. 9. Section through the mantle edge, near the hinge, of a young *P. operciilaris.* The ciliated ophthalmic fold has been divided by the tentacle, *t,* into two parts; *a,* thickened ciliated folds on the branchial wall of the mantle.

Fig. 10. Section, at right angles to the edge of the mantle, through an almost complete eye of *P. pusio.* The vitreous network is much thicker than in the adult, and the two layers of the argentea still contain a few flattened nuclei. At *x,* are many remarkable fibres, the remnants of the primitive nerve fibres, fig. 4 *n.f.,* which penetrate the sclerotica and pass up to the rods. Cam. Hart. obj. 5, oc. IV.; tube out 1 in.

Fig. 11. Section through the ophthalmic fold and eye papilla of a young *P. operciilaris.* At *hy.* the hypodermis, by proliferation, has given rise to the hypodermic core, which, later, will give rise to the optic vesicle; some of the cells, *g.c.* are separating themselves from the others to form ganglionic cells, which always remain connected with the core by means of nerve fibres. Cam. H. obj. 7, oc. IV.

Fig. 12. Section through the ophthalmic fold of *P. pusio;* the proliferation of the hypodermic cells has given rise to a solid core of cells; mesodermic cells have grown round the core forming the connective tissue capsule, *c.t.c.* Some of the cells of the core have wandered into the underlying tissues to form ganglionic cells, one of which is represented, *g.c.* Cam. H. obj. 7, oc. IV.

Fig. 13. Section, near the hinge, of the mantle edge of a young *P. operciilaris,* showing the remarkable modification of the ophthalmic fold into a thick-walled ridge, the cilia having disappeared. Cam. H. obj. 5, oc. IV.

Fig. 14. Section of the ophthalmic fold of a very young *P. operciilaris* (1 mm long); the summit of the fold is imperfectly forked and is covered with unusually long cilia; at the base, is a very young optic papilla. The nuclei are scanty at *y,* while at *hy.c.* they are two or three deep, showing the first stages in the formation of an hypodermic core. Cam. H. obj. 7, oc. IV.

Fig. 15. Section through a highly developed fold, similar to those marked *a* in figs. 1, 3 and 9, from the branchial wall of the mantle of a young (2 mm) *P. operciilaris.* The cilia are extraordinarily long and their proximal ends are continued as fine lines a long way into the protoplasm. Cam. H. obj. 5, oc. IV.

Fig. 15a. A more magnified section of the peripheral part of the thickening, showing the thick and beaded cuticula, containing the pores for the passage of the cilia.

Fig. 16. Section through the ophthalmic fold of a young *P. operciilaris.* Showing an optic papilla with a half formed hypodermic core from which some

cells are separating themselves to form ganglionic cells, *g.c.* The young eye lies in a pigmented furrow at the base of the fold. Cam. H. obj. 7, oc. IV.

Fig. 17. Section through a nearly perfected eye of *P. opercularis*. All the parts, except the rete vitrosum, are formed; the scattered nerve fibres, which had not united to form an optic nerve, are not represented; at *y* are the small dark bodies found in the fibrous layer at this period, and which ‚later' disappear.

Fig. 18. Section through the ophthalmic fold of a very young *P. pusio*, 1 mm long, showing the double-lobed fold, *o.f.*, and the slight thickening, *x*, of the hypodermis to form the first rudiment of the eye; a ganglionic cell, *g.c.* is already separating itself from the hypodermis.

Plate 29.

The Anatomy of the Eye of *Pecten Jacobaeus* and *Pecten varius*.

ag. argentea.
ag[1]. » outer layer.
ag[2]. » inner »
ax.f. axial nerve fibre.
b.c. blood corpuscles.
b.b. basal branch of optic nerve.
b.s. blood sinus.
c. cornea.
c.f.l. circular fibres of the lens.
cl. ciliaris.
c.m. circular membrane of the retina.
c.n.f. circular nerve fibres of the rods.
c.t.c. connective tissue capsule of the eye.
cu. cuticula.
d.c.c. inner row of ganglionic cells.
ex.f. external nerve fibres of the rods.
f.rf. fibrous prolongations of the retinophorae.
g.c. ganglionic cells.
i. iris.
i.t. inner teeth of the corneal cells.
l.ax.f[1]. loop of the axial nerve.
l.ax.f[2]. nerve loop connecting two axial nerves.
l.b. lateral branch of the optic nerve.
m.b. terminal membrane of the retinophorae.
m.t. median teeth of the corneal cells.
n.f. nerve fibres.
n.rf.[1] nuclei of the rod-bearing retinophorae.
n.rf.[2] nuclei of the short, pseudo-retinophorae.
op.n. optic nerve.
ps.c. pseudo-cornea.
ps.rf. pseudo-retinophorae.
S. septum.
rf. retinophorae.
rf.[1] pseudo-retinophorae.
r.fl. radiating nerve fibrillae of the rods.
rh. rods.
r.v. rete vitrosum.
sc. sclerotica.
s.c.c. outer layer of ganglionic cells.
s.l. suspensory ligament of the lens.
ta. tapetum.

Fig. 19. Section of a fully developed eye of *P. Jacobaeus*, perpendicular to the edge of the mantle.

Fig. 20. A constructed drawing of two rods, from the retina of *P. Jacobaeus*, together with the distal ends of the retinophorae, showing the two inner ganglionic cells, *d.c.c.*, and their fibrous prolongations, *ex.f.*, to form the external nerve fibres of the rods; *ax.f.* is the axial nerve fibre of the retinophorae, giving rise, in the rods, to many cross fibrillae. Many of the fibrillae unite to form, in the rod, circular fibrillae around the core; from the circular fibrillae arise other minute fibres, continued outwards to

the surface of the rod, where they unite with the smaller branches of the external fibres. The axial fibres are continued through the end of the rod, dividing into the two axial loops, *l.ax.f.*[1] and *l.ax.f.*[2] One loop unites two axial fibres, while the other extends along the external wall of the rod. At *x.* is a clear vesicle, often present at that point. At the distal ends of the rods the branches of the external nerve fibres unite with each other to form the loops of the external nerve fibres.

Fig. 21. A fragment of the rete vitrosum of *P. Jacobaeus*, treated with hot chromic acid, 55° C. The hexagonal meshes form a kind of crown for each rod; at the confluence of the bars there is a spike, *d*, which projects a short distance between the rods; *b* is one of the spikes seen from above; *a* is a portion of the network beneath the pseudo-retinophorae.

Fig. 22. A flake of rods from the retina of *P. Jacobaeus*, seen from their inner ends; treated with hot chromic acid for one half an hour, at 55° C. One sees the two loops of the axial nerve fibres, and many smaller fibrillae. Cam. homog. ims. obj. 20. Leitz, oc. III.

Fig. 23. Isolated lens from the eye of *P. varius*, treated for 24 hours in weak sulphuric acid; at a^1 and a^2, one sees two specially well defined rows of circular fibres, and at *s.l.*, the collection of fibres to form the suspensory ligament. The lens is attached to the septal membrane by a nucleated mass of fibres, *l.l.* and *y.*, many of which extend over the surface of the lens, *x*; at *y* are radiating and circular fibres of the outer surface.

Fig. 24. A cross section of a rod from the retina of *P. Jacobaeus*, showing the axial nerve, the radiating and circular fibrillae of the retinidium and the external nerve fibres.

Fig. 25. Cross section through the distal ends of the retinophorae with their axial fibres *ax.f.* and showing two for the inner ganglionic cells *d.c.c.* with several nerve fibres on the surface for the retinophorae; *rf.*[1] is one of the very slender, fibre-like retinophorae often found in the retina of *P. Jacobaeus*.

Fig. 26. Cross section through the proximal ends of the rods of *P. Jacobaeus*, showing the axial fibres with the radiating retinidial fibrillae; at *x*, is a section through the thin, structureless septum, separating the retinophora from its rod.

Fig. 27. A median, cross section through the rods of *P. Jacobaeus*.

Fig. 28. A still deeper cross section, belonging to the same series as that of figs. 26 and 27, through the distal ends of the rods. At *ex.f.* one sees sections of the loops of the external nerve fibres.

Fig. 29. Section through the outer layer of the argentea, showing the thin membranes composed of minute, square plates with bevelled edges.

Fig. 30. Surface view of a portion of a membrane composing the argentea.

Fig. 31. An isolated, corneal cell of *P. Jacobaeus* with the median teeth *m.t.*, and the inner ones *v.t.*, some of which are drawn out into fibres, *x*.

Fig. 32. A portion of a retina of *P. Jacobaeus*, isolated entire and seen from the under side; *a*—*d* represent successive layers of cells seen by varying the focus; *a*, the inner layer for the retina; the fibres, with their node-like swellings on the periphery, representing the membrana circularis: the nuclei, circularly arranged, lie just beneath the circular membrane. At *b*, are the swellings of the pseudo-retinophorae, fig. 38, *n. rf.*[2], containing a nucleus surrounded by a clear space; at *c*, one sees the two sets of

nuclei belonging to the retinophorae. At *d*, the large, circularly arranged peripheral cells of the ganglionic layer, together with the circular fibres of the septum.

Fig. 33. Two isolated cells from the outer ganglionic layer. The end of one is drawn out into many nerve fibres *c.r.* which formed a part of the fibrous layer of the retina; *x* is a ganglionic cell with two fibrous prolongations, *a*, extending towards the rods; the end, *b*, was connected with the ganglionic nerve branch; it gives off two lateral branches which divide into minute fibrillae spread out over, and attached to, the wall of the neighboring cell; *n.f.* is a single nerve fibre, extending from the ganglionic nerve branch to the rods.

Fig. 34. An entire retinophora, from the median part of the retina of *P. Jacobaeus*, with its two nuclei, *a* and *b*, and axial nerve fibres, *ax.f.*

Fig. 35. A short and thin retinophora, from the periphery of the retina of *P. Jacobaeus*.

Fig. 36. Two retinophorae, with nerve fibres from the ganglionic layer, *y*. One of the nerve fibres *n.f.* terminates on the wall of a large retinophora in several fine branches surrounded by a circular one; *b*, is the second nucleus of a very slender retinophora from the median part of the retina. (Macerated in weak sulphuric acid.)

Fig. 37. A detached flake of corneal cells seen from their inner ends, showing the serrated walls, and the circular fibres underlying the cornea. *P. Jacobaeus*.

Fig. 38. Section through the peripheral portion of the retina of *P. Jacobaeus*, showing the continuation of the outer ganglionic layer, beneath the outer edge of the nucleated septum with its circular fibres, to the very edge of the retina; one sees the continuation of the retinophorae with the fibres of the axial nerve branch; the membrana circularis, *c.m.*, the ganglionic cells *g.f.*[1] and *g.f.*[2] with their fibrous prolongation towards the rods, and the rete vitrosum *r.v.*; one also sees the double layered sclerotica, continuous with the septum; and the tapetum and double argentea, continuous with the retina. (Through carelessness, the two layers of the sclerotica have been reversed; see Pl. 30, fig. 39.)

Plate 30.

ax.f., *ax.n.* } axial nerve fibre.
ag. argentinula of a retinophora.
ag.[1] outer argentea of *Pecten*.
ag.[2] inner » » »
bc. bacillus.
b.m. basal membrane.
b.s. blood sinus.
c.c. corneal cuticula of general hypodermis.
c.c.[1] corneal cuticula of the eye.
c.c.c. nerveless cuticular cap of retinula.
cp.n. circumpallial nerve.
cu. cuticular membrane of the shell.
E. eye.
ex.n. external nerve fibres.
in.e. invaginate eye.
fc.e. faceted eye.
gc. ganglionic cell.
l. lens.
nf. nerve fibres.
n.rf. nucleus of retinophora.
n.rf.[1] nucleolated nucleus of the retinophorae.
n.rf.[2] aborted nucleus of the retinophorae.
o.f. ophthalmic fold.
om. ommatidium.
omt. ommateum.
op.n. optic nerve.

r.c.	retinidial cuticula of the general hypodermis.	*rt.s.*	retinidial sheath.
r.c.[1]	retinidial cuticula of the eye.	*r.v.*	vitrosum.
rh.	rods.	*sc.*	sclerotica.
rh.[1]	and *rh.*[2], halves of the rod.	*sc.*[1]	outer layer of sclerotica.
rf.	retinophorae.	*sc.*[2]	inner » » »
rt.	retinulae.	*sh.f.*	shell fold of the mantle.
rt.[1]	outer retinula.	*sl.c.*	slime cells.
rt.[2]	inner retinula.	*ta.*	tapetum.
r.t.	retia terminalia.	*v.*	velum.
		v.b.	vitreous body.

Fig. 39. Section through the tapetum, argentea and double layered sclerotica of *P. Jacobaeus*; one sees the problematical fibres (degenerate nerve fibres?) with the spindle-shaped swelling in the sclerotica. The inner layer of the argentea contains a degenerate nucleus.

Fig. 40. A detached, peripheral piece of the septum of *P. Jacobaeus*, showing the fibrous-like projections upon its inner surface, *a*.

Fig. 41. A portion of the anterior mantle edge of *Arca barbata*, showing the compound eyes situated in the triangular, pigmented areas; the latter also contain a number of isolated ommatidia. Four of the eyes are united to form two pairs. The single, as well as the double, eyes are situated in slight depressions, represented by the light rings, upon the summits of gentle elevations.

Fig. 42. Section through an invaginate eye of *Arca barbata*. The double-layered cuticula *c.c.* and *r.c.* is continued over the retineum, where the retinidial layer, *r. c.*, becomes greatly thickened to form the retinidial layer, *r.c.*[1] of the eye. This layer, *r.c.*[1], is not distinctly divided into segments, or rods, for each cell. One may follow the nerve fibres of the retinidial layer between the cells, and through the basal membrane, *b.m.* Below the retineum are several slime cells, *sl.c.*

Fig. 43. Section through the ophthalmic fold of *Arca barbata*, showing a faceted eye, *omt.*, and immediately below it, an invaginated one.

Fig. 44. A highly magnified eye of *Arca Noae*. The dark circles represent the colorless retinophorae, through which one sees the black pigment of the inner row of cover cells. The refractive, lens-like bodies seen on the periphery, are the protuberant rods of the retinophorae.

Fig. 45. Section through the ophthalmic fold and eye of *Pectunculus*. One sees the nuclei of the inner and outer row of retinulae, or cover cells, and the nucleolated ones of the retinophorae, *n.rf.* The double rods of the retinophorae, *rh*, are also seen, somewhat shrunken by the reagents, with their inner faces represented either as simple, or double concavities. In this instance some of the fibres had united to form a distinct optic nerve *op.n.* Blood cavities are specially numerous in those parts of the ophthalmic fold where there are many eyes.

Fig. 46. Surface view of an invaginated eye, *in.e.*, and of isolated ommatidia, *om.*, from the median portion of the mantle edge of *Arca barbata*. The invaginate eye is open and one sees several points of white light issuing from the refractive and colorless globules in the retinophorae. At *x*. is a group of three or four intensely black pigment cells, which, apparently, do not contain a retinophora. One often finds such clusters of cells in

sections, where they are particularly striking; they are often sunken below the surface to form minute pits.

Fig. 47. Represents a nearly colorless portion of the mantle edge of *Arca barbata*, containing two faceted eyes and a nearly closed invaginate one. Around the eyes one sees numerous colorless cells, some of which are double, surrounded by pigment. They represent incipient ommatidia.

Fig. 48. A detached, double rod from the compound eye of *Arca Noae* (macerated in chromic acid $^1/_{50}$ %). The division between the two halves of the rod, *rh.*^{1} and *rh.*^{2}, is well marked. To the sides of the rod are attached numerous nerve fibres from which are given off many lateral branches that cling very tenaceously to the surface; the free portions of the fibres are covered with innumerable fibrillae. In this example the loops of the external nerve fibres were not visible.

Fig. 49. A detached pigment cell, with its rod, showing the large, basally situated nucleus, the root-like prolongations of the cells, and the external nerve fibres, *ex.n.*

Fig. 50. A colorless sense cell (incipient retinophora?) from the epithelium of *Pectunculus*. The cuticula is very slightly developed and can hardly be said to form a rod; the nucleus is nucleolated and the base of the cell is drawn out into a single, long fibre. A nerve fibre, *n.f.*, extends along the wall of the cell, and is free everywhere except at its outer end where it is firmly attached to the cell wall.

Fig. 51. A peculiar, hyaline structure, which I have observed several times among the isolated cells from the eyes and ophthalmic fold of *Arca Noae*; I cannot offer any suggestion as to its nature or origin.

Fig. 52. A nearly fresh retinophora (macerated for twenty four hours in MÜLLER's fluid) from the compound eye of *Arca Noae*. It is a very instructive example, in that it shows with great clearness that the retinophora is composed of two cells, the outer ends of which remain ununited; the rods belonging to the halves are likewise perfectly distinct; in each half of the cell is a nucleus, that marked *n.rf.*^{2} is the smaller, and more difficult to stain.

Fig. 53. An isolated pigment cell from the general epithelium of *Pectunculus*; two long and comparatively large, nerve fibres are attached to the outer end of the cell.

Fig. 54. A section through one of the pseudo-lenticulate eyes of *Arca Noae*. In this example the retineum is quite deeply invaginated; in other cases it is perfectly flat or nearly so.

Fig. 55. Section through the mantle edge of *Pectunculus*.

Fig. 56. Section through the mantle edge of *Arca Noae*, showing the prominent ophthalmic fold, *o.f.*, upon the summit of which is situated a compound eye.

Fig. 57. A section of the mantle edge of *Arca barbata*, showing a portion of the epithelium, highly magnified, with the retia terminalia of hypodermic nerve fibres.

Fig. 58. Section through the eye of *Haliotis*. The double layered cuticula has, over the retineum, divided into two very distinct layers; an inner one, *rh.*, divided into distinct segments, or rods, containing a highly developed part of the retia terminalia; and a second, outer layer, formed by the thickened corneal cuticula; the corneal layer is divided into two secondary parts, a semi-fluid inner portion, the vitreous body, *v.b.*, and a

harder, outer portion, or lens, *l.* At *x.* one sees a layer of minute, lightly stained bodies which may represent the swollen outer ends of the retinophorae (fig. 67).

Fig. 59. A constructed drawing of an ommatidium from the faceted eye of *Arca Noae.* One sees the double retinophora, containing two nuclei, and bearing two rods provided with a network of external nerve fibres, some of which form distinct, external loops, *ex.f.*, as in *Pecten.* At the base of the cell are the refractive globules, *ag.*, forming an argentinula; within the cell, the axial nerve fibres, *ax.f.* The retinulae of the inner row are continued outwards as hyaline membranes, *rt.s.*, to form a retinidial sheath. The retinulae of the outer row are continued inwards as colorless stalks or bacilli, *bc.*

Fig. 60. An isolated retinula from the inner row, showing its colorless prolongation, *rt.s.*, and the system of external nerve fibres, *n.f.*, with which it is covered. The system of lateral fibrillae, similar to those seen on fig. 63, has not been represented by the lithographer.

Fig. 61. A fragment of the retinidium, fig. 63, *x.*, more highly magnified, and showing the continuity of the ultimate fibrillae.

Fig. 62. An isolated retinula from the retineum of *Haliotis.* Cam. H. obj. 7, oc. III.

Fig. 63. The outer end of a retinula of *Haliotis*; the cuticular substance of the rod has been dissolved by treatment with glycerine and bichromate of potash, leaving the entire system of nerve fibrillae intact, *x.*; the fibrillae of the remaining nerve branches have not been represented. The length of the unbranched nerve stalks has been, for convenience, reduced to one half.

Fig. 64. A portion of the epithelium from the mantle edge of *Arca barbata*, showing the extension of some of the larger nerve branches *n.f.* to the very outer surface of the cuticula; the lateral fibrillae of these nerves may also be seen. Cam. obj. 20, Leitz, oc. III.

Fig. 65. The inner end of a bacillus, belonging to a retinula of *Haliotis* (compare fig. 68 *bc.*), surrounded by several nerve branches, *n.f.*, all of which are not represented in the figure.

Fig. 66. An isolated retinophora (*Haliotis*) with the two nuclei *n.rf.*^{1} and *n.rf.*^{2}; a remarkably instructive preparation since in this instance the outer end of the cells is divided into two stalks, *x.*, which represent the unfused ends of the two primitive cells, by the union of which the retinophora was formed; the body of the cell contains many refractive globules, *ag.*, similar to those which form the argentinula in *Arca.* Cam. obj. 20, Leitz, oc. III.

Fig. 67. The most common form of retinophora, from *Haliotis*, containing two nuclei, but with the outer end of the cell single instead of double. Cam. obj. 20, Leitz, oc. III.

Fig. 68. Two retinulae from the retina of *Haliotis*; only a part of the rod, *rh.*, with its constricted neck, is represented. At *gc.* is a retinula partly transformed into a ganglionic cell, but still retaining some of its pigment.

Plate 31.

ag. argentea.
ax.b. axial nerve bundle.
ax.f. » » fibre.
c.c. crystalline cone.
bc.^{1}—*bc.*^{2} bacilli of pigment cells *pg.*^{1}—^{2}.
b.m. basal membrane.

b.pg.$^{1-2}$ bacilli of pigment cells *pg.*$^{1-2}$.
c.^{1} outer layer of corneal cuticula.
c.^{2} inner » » » »
c.h. corneal hypodermis.
c.ax.f. canal of axial nerve fibre.
c.f. circular fibres around the openings in the basal membrane.
c.t.f. connective tissue fibres.
d. median division in corneal facet.
d.b. diagonal bar of basal membrane.
d.f. divisions between corneal facets.
ex.n.f. external nerve fibres.
g.c. ganglionic cells.
l. lens.
n.c. neck of the calyx.
n.c.h. nuclei of corneal hypodermis cells.
n.f. nerve fibres.
n.rf. nuclei of retinophorae (SEMPER's nuclei).
n.rt. nuclei of the retinulae.
o.pg.^{1}—*o.pg.*^{2} hyaline, outer continuations of pigment cells *pg.*$^{1-2}$.
pg. pigment.
pg.$^{1-3}$ three circles of pigment cells.
pg.c. pigmented collar of the calyx.
pd. pedicel.
p.pl. primary plates of the pedicel.
r.m.$^{1-2}$ retractor muscles.
rm. retinidial nerve fibrillae.
rt. retinulae.
rt.s. retinidial sheath.
s.$^{1-7}$ hyaline, outer ends of cells $^{1, 2, 3, 4, 5, 6}$ and ^{7}.
st. style of the retinophorae.
sc.pl. secondary plates of the pedicel.
st.pl. stalk of the pedicel.
tr. tracheal branch.
w.rf. cell wall of the retinophorae.
1—7 seven retinulae of *Penaeus*.

Fig. 69. Outer end of an ommatidium of *Penaeus*; *x.*, is a peculiar shaped accumulation of thickened cell substance in which are imbedded the nuclei of the retinophorae; *y.* clear, refractive bodies often found in the outer row of pigment cells.

Fig. 70. A piece of the style of the retinophorae, containing the axial nerve fibre (*Penaeus*).

Fig. 71. The same with the external fibres.

Fig. 72. Longitudinal section through the pedicel of the retinophorae, showing the alternating plates with the fibres at right angles to each other; the pedicel rests upon the basal membrane by a delicate stalk which divides into four legs, representing the inner ends of the retinophorae. Only the scalloped and median retinula, 1, is represented (*Penaeus*).

Fig. 73. Two entire ommatidia from the eye of *Penaeus*, showing the proportion of the different parts; especially the small size of the pedicel and enormous dimensions of the crystalline cone. At *x.* is a zone of coagulated semi-fluid substance.

Fig. 74. The inner end of a pedicel showing, in a semi-diagrammatic way, the positions of the seven retinulae.

Fig. 75. Inner surface of the corneal cuticula, treated with boiling caustic potash, showing the divisions between, and the markings upon, the corneal facets; *y* probably represent the fibrous ends of or the markings produced by, the circle of cells surrounding the inner ends of the ommatidia (fig. 73, *y.*); *x.* is a peculiar indentation always present in the centre of the facet; *d.* is a very faint line of division always corresponding with the line of division between the two corneal cells of each facet.

Fig. 76. Represents a portion of the inner face of the cornea to which the outer ends of the ommatidial cells are attached. In the area above, I, are seen the two nuclei of the corneal cells, *c.h.*, and the ends of the four retinophorae with their nuclei, *n.rf.*; below III, only the two corneal cells with

their nuclei are represented; the four armed figures, *rt.s.*, represent various views of the hyaline, outer ends of the inner circle of retinulae, 1—7.

Fig. 77. Is an enlarged drawing of the outer ends of the retinulae *1*—*7*; at *I*, the membranous sheath is seen projected upon the figure, $s.^2$—$s.^4$; at *II.* the tube is beginning to break up into its component parts; at *III.* this process is completed and we see only the seven outer, and isolated ends of the seven pigment cells which help constitute one of the membranous tubes (compare *rt.s.* fig. 79 etc.); $s.^1$—^{7} represent the outer ends of the inner circle of retinulae, fig. 74 etc. *1*—*7*; $s.^1$—$s.^2$ represents a single (?) piece the outer end of the large median retinula *1*.

Fig. 78. A section through the pigmented collar of four ommatidia. At the corner *III.*, *IV.* and *V.* (representing a section through the inner portion of the collar) only the two cells $pg.^1$ and $pg.^2$ have pigment, while only the colorless bacilli $bc.^1$—^{2} of the other two are seen; at *II.* the section is supposed to pass through the middle of the collar, where both circles of cells are well pigmented.

Fig. 79. Section of an ommatidium of *Penaeus* just below the collar, showing the pigmented prolongations of the two inner pigment cells $pg.^2$. Each ommatidium is surrounded by sixteen of these bacilli, but only four belong to one ommatidium, e. g., *1*, *2*, *3* and *4*. Each bundle of bacilli is surrounded by a membranous sheath, *rt.s.*

Fig. 80. Cross section of the ommatidia (*Penaeus*), towards the inner ends of the rods, showing the two sickle-shaped thickenings of the walls of the retinophorae *x.*; these thickenings are striated, and contain horizontal nerve fibrillae.

Fig. 81. Cross section of ommatidia (*Penaeus*) below the rods.

Fig. 82—88. Represent a series of cross sections taken at intervals from the inner end of the calyx fig. 82, to the inner end of the style fig. 88, all the sections are placed in the same direction.

Fig. 89—92. Represent four successive sections through the swollen ends of the seven retinulae: all the sections are placed in the same direction, and the cells are numbered like those of fig. 74.

Fig. 93. Cross section through the middle of the pedicel, showing the arrangement of the seven retinulae, and the markings of the two systems of plates.

Fig. 94. Cross section through the inner end of a pedicel, passing through one of the primary plates; at this end of the pedicel one sees the axial nerve fibre exceptionally well.

Fig. 95. Still deeper section of the pedicel, passing through a secondary plate, as is shown by the direction of the fibres. The dotted area around the retinulae in figs. 95—101, is occupied by a circle of cells, fig. 74 *y.*, which are completely filled with fat-like crystals, not represented in the drawing.

Fig. 96—100. Represent successive sections through the retinulae surrounding the the stalk of the pedicel; one sees that the two pairs of bacilli, $bc.^1$ and $bc.^2$, gradually move from the opposite sides of the ommatidia towards each other, one also sees, with especial clearness, the nerve fibres which surround each section of the bacilli.

Fig. 101. A section of an ommatidium, just above the basal membrane; the retinulae have separated themselves from the stalk of the pedicel, but their general arrangement is the same as before. One sees a few fibres, near $bc.^1$ and $bc.^2$, belonging to the outer part of the diagonal bar of the basal membrane.

Fig. 102. A diagrammatic representation of an imaginary primary and secondary plate of the pedicel, by a modification of which, the actual plates, as they exist in *Penaeus*, could have arisen; the dotted line, *a*, represents the change necessary to transform the flat plates into ones like those seen in figs. 103 and 104.

Fig. 103. A diagram of a primary plate; the fibres extend from *a.* to *b.*; at *a.* should be an indentation to receive a fold of the pigment cell, *1.* (compare figs. 72 and 93).

Fig. 104. A diagram of a secondary plate; the fibres extend from *c.* to *d.*, therefore at right angles to those of fig. 103; each plate is divided into two parts by four planes which form an angle, the apex of which lies in the middle of each side of the plate, but is directed in one way on one side, and in the opposite direction upon the other; each piece (not strictly a half) then consists of four smaller and equivalent, but not identical pieces, for the two upper ones are images of the two lower, while the two right hand pieces are bevelled on one side, and the two left hand pieces on the opposite. Therefore of the eight pieces composing such a plate only two of any of the four kinds are identical.

Fig. 105. Diagram of two primary and two secondary plates of the pedicel of *Penaeus*.

Fig. 106. Diagram of the basal membrane of *Penaeus*, seen from the upper surface. Each cross is a thickening in the membrane, and lies directly beneath an ommatidium; the axial nerve of each ommatidium penetrates the centre of each cross. Each cross, and therefore each ommatidium, has a capital letter while the ends of the seven retinulae are marked with small letters similar to the large letter of the cross to which they belong. At *E.* and *H.* the unseparated retinulae are projected upon the cross to which they belong (compare figs. 97—100); in all other cases the retinulae have taken their respective positions in the corners of the square spaces or holes separating the crosses.

Fig. 107. Four crosses of the basal membrane of *Penaeus*, seen from the under side; to the centre of each cross are attached several connective tissue fibres *c.t.c.* In one corner of each cross is a shallow pit, into the bottom of which opens the canal for the axial nerve, *c.ax.f.*

Fig. 108. Diagrammatic representation of the retinulae, the bacilli, and the nerve fibres, of each ommatidium; the continuation of the cells below the basal membrane represents the bundle of nerve fibres which goes to the base of each cell. The drawing represents an imaginary section of the diagram fig. 106, through the points *x.* and *y.* The cells and their nerve fibres are lettered to correspond with fig. 106.

Fig. 109. A diagrammatic section of the nerve bundle going to the openings II. and III. of the basal membrane represented in fig. 106. (Compare the letters of these two nerve bundles with those of figs. 108 and 106, II. and III.)

Fig. 110. Highly magnified and partly diagrammatic view of a basal membrane cross with the ends of the retinulae and bacilli upon it.

Fig. 111. Inner end of an isolated bacillus with the surrounding nerve fibres.

Fig. 112. Longitudinal section through the tentacle-tip of *Cardium edule*.

Fig. 113. Less highly magnified tentacle of *C. edule*, showing the pigmented cap at the tip, and the lateral fold *x.*

Fig. 114. Corneal facets of *Galathea*, to one of which are attached the corneal cells which constitute a kind of iris; the centrally situated nuclei are surround-

ed by a fold, which can probably be modified in shape by the radiating fibres; the latter are attached to a thickened ring, *x.*, at the periphery of the cells; at *a.*, is a simple facet with a median division; the corneal cells have been removed (fresh).

Fig. 115. Corneal facets of *Palaemon*, seen from inner surface (maceration in MÜLLER's fluid). The outer ends of the four retinophorae and their nuclei are seen at *n.rf.*; in each facet are two small nuclei belonging to the corneal cells; the light colored bars probably represent the thickened, outer ends of the inner row of retinulae. (Compare figs. 76 and 77 *s.* and *r.ts.*)

Fig. 116. Seven corneal facets of *Galathea*; the middle one is remarkable on account of the distinctness with which it is divided into two halves, the line corresponding to the division between the two corneal cells.

Fig. 117. Strongly macerated pedicel of *Palaemon*, showing its continuity with the inner end of the style which has separated into four pieces.

Fig. 118. Two ommatidia from the eye of *Mantis*, the right hand one is seen in section, and the other in surface view.

Fig. 119. Cross section through the middle of the calyx of *Mantis*; the axial walls of the four cells are seen at *x.*; within each cell is a bundle of large nerve fibres from which arise innumerable lateral fibrillae which undoubtedly stand in direct continuity with the longitudinal fibres upon the outer surface of the calyx, *w.rf.*; the four retinophorae are surrounded by a delicate membranous sheath, *rt.s.*

Fig. 120. Cross section of the calyx of *Mantis*, just above the pigment cell, pg^3, fig. 118.

Fig. 121. Section through the calyx of *Mantis* at the level of the pigment cell, $pg.^3$ fig. 118. One sees six nuclei of the yellowish brown cells, $pg.^2$, fig. 118; the axial walls of the four retinophorae are reduced to a single, median one.

Fig. 122. Section through the neck of the calyx of three ommatidia from *Mantis*. One sees with distinctness that the style contains a bundle of four axial nerves.

Fig. 123. Section of three ommatidia (*Mantis*) just below $pg.^3$ fig. 118, and through the outer ends of the three longest retinulae. (Compare fig. 89.)

Fig. 124. Section through an ommatidium, showing the seven retinulae surrounding the style which contains an axial nerve bundle of four fibres; the outer wall of the style is surrounded by six nerve fibres.

Fig. 125. Section through the inner end of an ommatidium; the cell wall of the retinulae cannot be distinguished; the pigment is only confined to a narrow circle around the style. Around the retinulae are sections of seven or eight bacilli belonging to the pigment cell, $pg.^1$, $^{2-3}$ fig. 118. One cannot distinguish at this point the division of the axial bundle into four fibres; around the bundle are six nerve fibres.

Fig. 126. Cross section through the outer part of the basal membrane of *Mantis*, showing the nucleated connective-tissue walls surrounding the canals, through which passes a nerve bundle to each ommatidium.

Fig. 127. Longitudinal section through the basal membrane of *Mantis*; the inner boundary of the membrane is much denser than the remaining parts, and might easily be mistaken for a basal membrane, while the outer canallated portion might be mistaken for a part of the ommateum.

Fig. 128. Highly magnified section through the outer end of the style and neck of the calyx, showing the sheath, *rt.s.* and the axial nerve bundle from which arise numerous lateral fibrillae.

Fig. 129. Outer end of one of the crystalline cone cells (retinophora), isolated by maceration, showing the system of external nerve fibres (*Palaemon*).

Fig. 130. The same seen from the abaxial surface.

Fig. 131. Style of *Palaemon* (macerated), with the external nerve fibres.

Fig. 132. Same seen in optical section, showing axial nerve with lateral fibrillae.

Plate 32.

ax.n.	axial nerve.	*pg.*^{1,2,3}	first, second and third circle of pigment cells.
bc.	bacillus.	*rf.*	retinophorae.
b.m.	basal membrane.	*rf.*^{1}	innermost ends of crystalline cone cells, or retinophorae.
c.c.	corneal cuticula.	*rh.*	rod, or crystalline cone.
c.c.c.	crystalline cone cells.	*rt.*	retinula.
c.hy.	corneal hypodermis.	*rt.*^{1,2,3}	hyaline continuation of the retinulae.
ex.n.	external nerve fibres.	*st.*	style of the retinophorae, or crystalline cone cells.
g.c.	ganglionic cells.	*v.l.*	vitreous cell layer.
n.f.	nerve fibres.	*v.b.*	vitreous body.
n.rf.	nuclei of retinophorae.	*v.*	crystalline cone, or vitrella.
n.rf.^{1}	nucleolated nucleus of retinophorae.		
n.rf.^{2}	aborted nucleus of retinophorae.		
pd.	pedicel.		
pg.	pigment cells.		

These diagrams show, among other things, ommatidia and ocelli in various stages of modification. They are drawn partly according to the observations of Grenacher, Lankester, Graber and Carrière, and partly according to my own. Where direct observations were wanting, the ommatidia and ocelli were constructed according to deductions from my own observations.

Fig. 128. Diagram of an ommatidium, with the corneal facet and its cells, from a compound Arthropod eye. The pedicel, walls of the retinophorae and the style have been drawn in red for the sake of clearness, in all other cases the red indicates nerve fibres; *x.* is the refractive division between adjacent facets; *a.* that between the halves of each facet; *y.* thickening of abaxial wall of calyx, often, but not always, present; the crystalline cone may be present or absent, but it can never fuse with the facet, as is supposed to be the case in *Lampyris*.

Fig. 128a and 128b are cross sections through the calyx and middle of the style, respectively.

Fig. 129. An ommatidium from a compound eye, constructed according to Grenacher's statements; he does not recognize the corneal hypodermis, and separates the eye into two layers at *bm.*^{1}; the dotted line, *y.*, shows the position of the crystalline cone when it appears to be absent. 129a is a cross section of the retinulae, showing the seven (or four) rods which they are supposed to secrete.

Fig. 130. One of the isolated ommatidia from the general hypodermis of a Mollusc.

Fig. 131. Two ommatidia from a vertebrate retina (without the outer ganglionic layers). 131a, is a cross section of the rods.

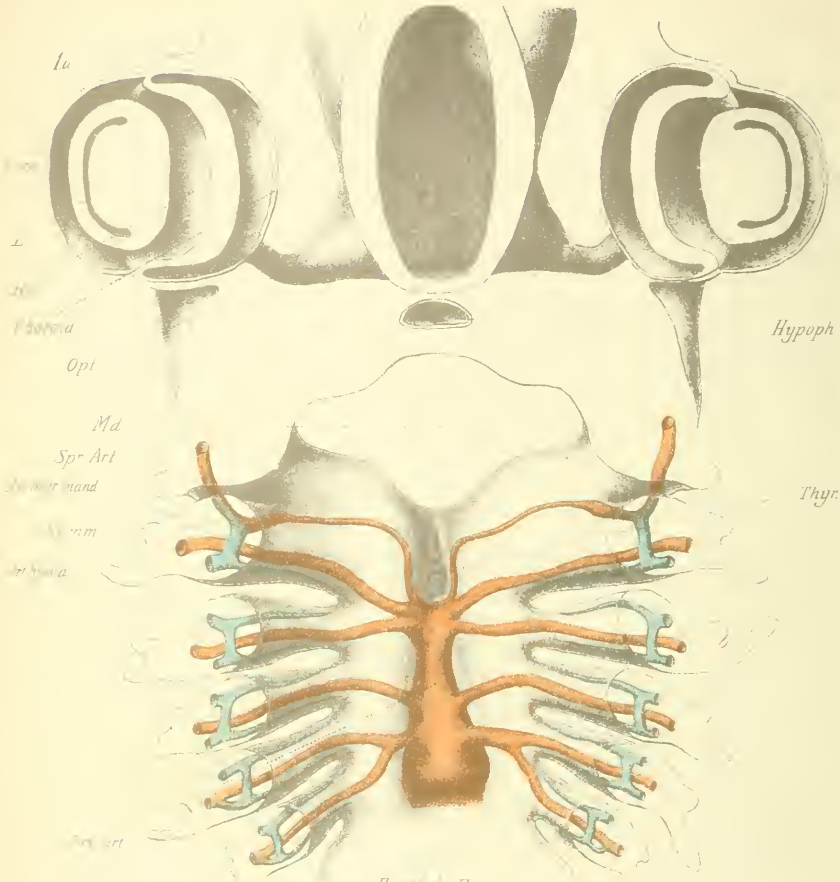
Fig. 132. Ommatidium from a Molluscan retineum.

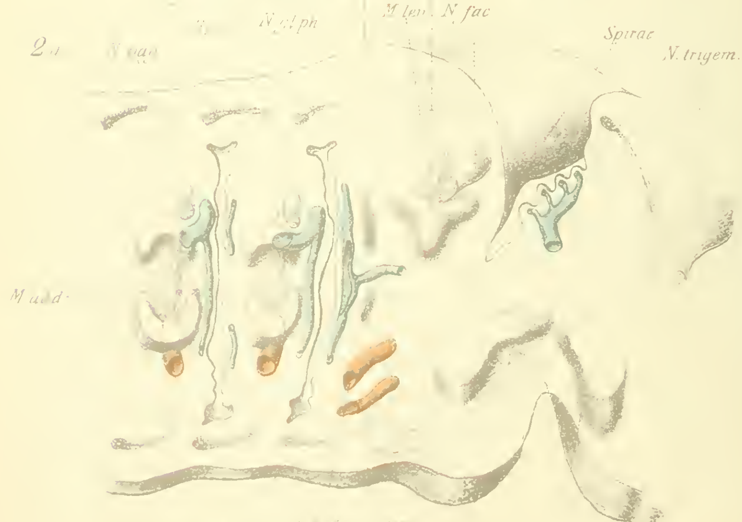
Fig. 133. Ommatidium from the compound eye of *Arca* or *Pectunculus*; the retinulae *pg.*^{1}—^{2} have lost their rods, as is the case in all the succeeding diagrams, and serve only to protect the rod of the retinophorae or become transformed into ganglionic cells.

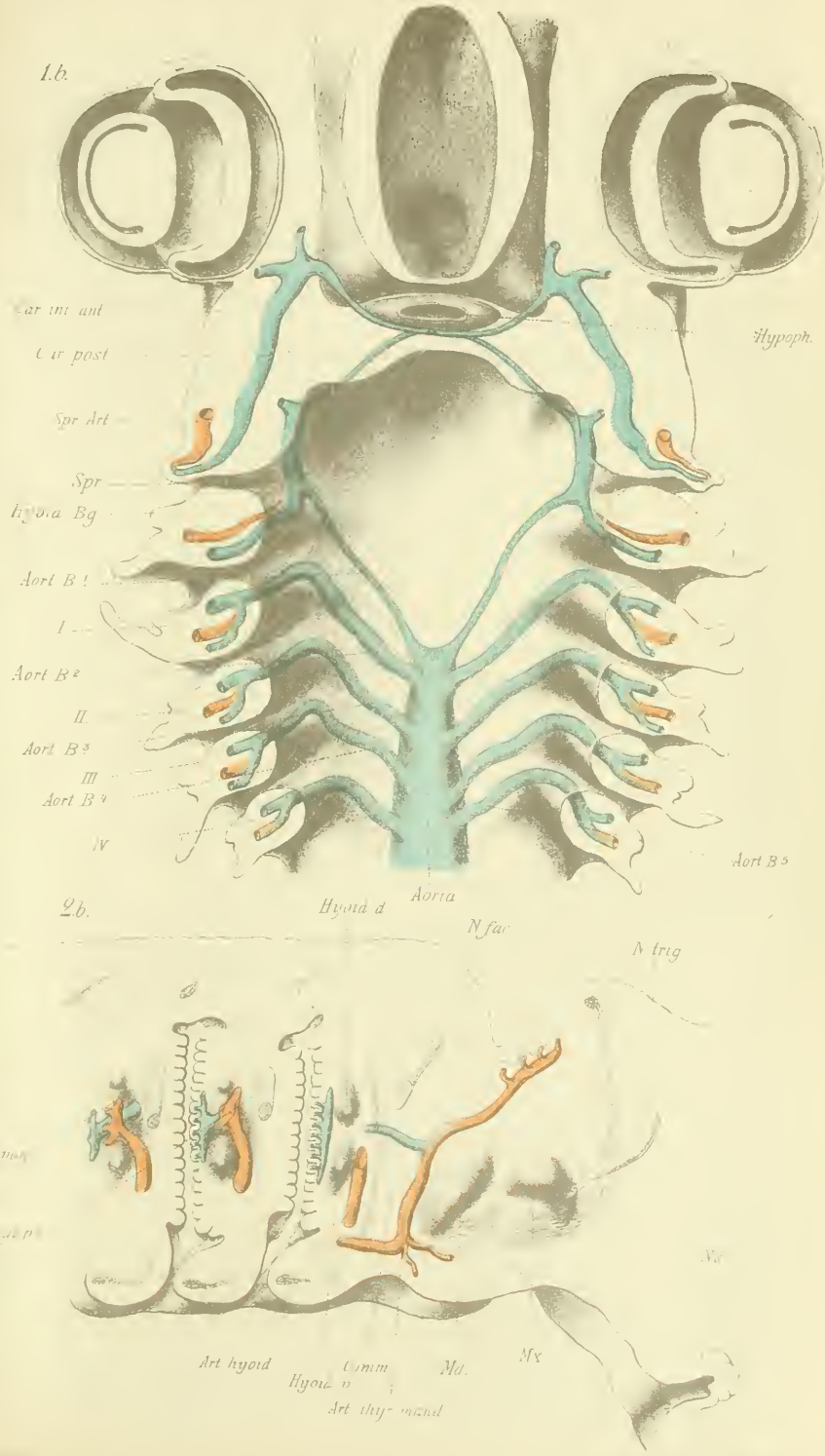
Fig. 134. Ommatidium, with an overlying portion of the vitreous layer, corneal hypodermis and corneal lens, from a larval insect ocellus.

Fig. 135. Same, with cross section, from the anterior ocellus of a spider.
Fig. 136. The same, from ocellus of *Scorpio*.
Fig. 137. The same, from posterior ocellus of a Spider.
Fig. 138. The same, from the compound eye of Insects and Crustacea.
Fig. 139. Two retinophorae from the retina of Cephalopods, with the ganglionic cell *g.c.*, producing the external fibres of the rods, and the axial nerve fibres, *ax.n.*; the body of the retinophora (or retinal cell of GRENACHER), contains two nuclei.
Fig. 140. Two retinophorae with their ganglionic cells, from the retina of *Pecten*, showing the loops of the axial, and external, nerves of the rods, the two nuclei of the retinophorae, and five characteristic forms of ganglionic cells; *b.m.* basal membrane or septum of the eye; *x.* a nerve fibre terminating on the small ganglionic cell $g.c.^5$; *z.* and *y.* two methods of nerve endings upon the cell wall of the retinophorae.
Fig. 141. Ancestral Arthropod eye.
Fig. 142. Eye of *Peripatus*. (Modified from CARRIÈRE.)
Fig. 143. Ocellus of Myriapod.
Fig. 144. Same of larval Insect.
Fig. 145. Ocellus of *Scorpio*; only one ommatidium is represented.
Fig. 146. Posterior ocellus of Spiders.
Fig. 147. Diagram of compound eye, constructed according to GRENACHER.
Fig. 148. Diagram of compound eye to illustrate its origin at a modified single ocellus (compare fig. 146).
Fig. 149. Diagram of the eye of *Pecten* to show the formation of a second image over the first; the rays of light from *a.b.* form a curved, inverted image upon the layer of rods, *x.y.*; but the rays of light diverging from *x.y.* are reflected by the curved mirror *ag.* (the argentea), and come again to a focus at *x.y.*; with the microscope one sees the less distinct, second image at $x.y.^1$.
Fig. 150—152. Three drawings to show the supposed method by which the eyes of *Pecten* originated; fig. 150 an open cup, the retineum of which consists of rodless retinulae, arranged in two layers, $pg.^1$—^{2}, and of colorless and double retinophorae. Fig. 152, the cup has closed, and the anterior wall of the vesicle has become most highly developed, while the rods of the posterior wall, $rh.^1$, nearly disappear; the basal membrane, fig. 150, $b.m.^1$ forms the septum. Fig. 152, some of the nerve fibres have united to form two branches, those which supplied the floor of the primitive cup remain isolated $n.f.^1$ and probably give rise to the fibres, with spindle-shaped swellinfis, which penetrate the sclerotica, and tapetum; Pl. 30, fig. 39, *x.*; the rods of the posterior wall of the optic vesicle form the vitreous network of the adult, *v.r.*
Fig. 153. Diagram representing the transformation of a neuro-epithel cell, *b.*, with its nervous prolongation, *x.*, into a bipolar ganglionic one, *e.*, and finally into a multipolar ganglionic one $f.^1$ and $f.^2$; *a.*, is a myo-epithel cell with its root-like and radiating fibres which unite to form a basal membrane; *c.c.* is the corneal cuticula, and *r.c.* the retinidial cuticula, containing the retia terminalia of the hypodermic nerves; *g.*, and *h.*, represent modifications of hypodermic cells, with their retia terminalia, to form the ommatidia of an invaginate and compound Molluscan eye.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


Hypoph
Opt
Md
Spr Art
Thyr.


Hyomd
N fac
Spirac
N. trigem.
Md
Mx


1.b.
Car ini ant
Car post
Spr Art
Spr
Hyoid Bg
Aort B 1
I
Aort B 2
II.
Aort B 3
III
Aort B 4
IV
Hypoph.
Aort B 5
Aoria
2.b.
Hyoid d
N fac
N trig
Art hyoid
Hyoid p
Md.
Mx

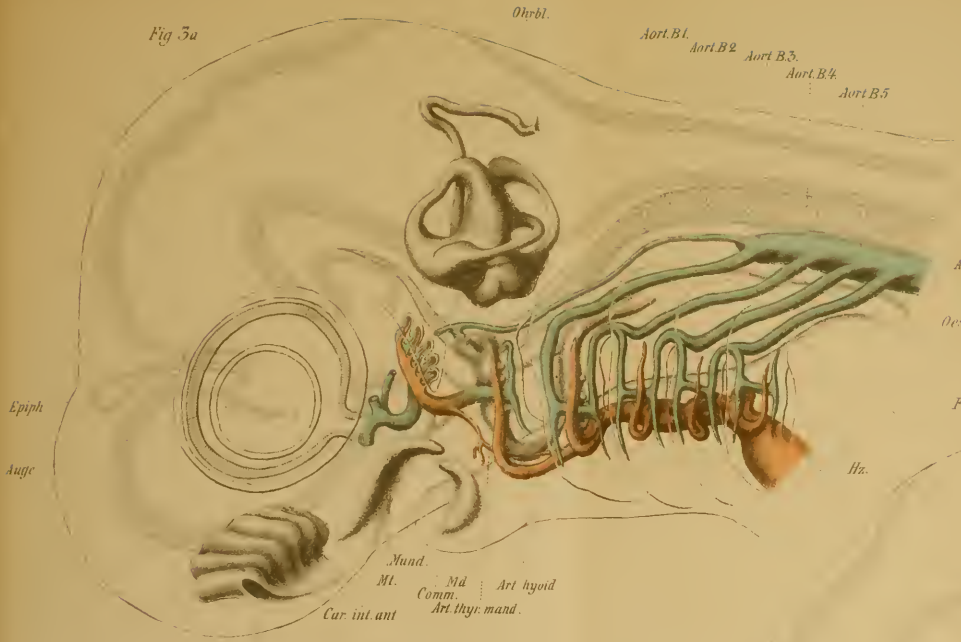
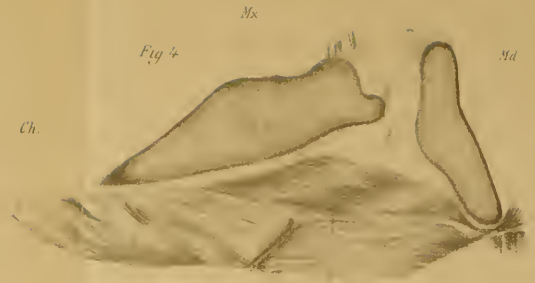


Fig 3a
Ohrbl.
Aort.B1.
Aort.B2
Aort.B3.
Aort.B4.
Aort.B5
Ch.
Oesoph.
Epiph
Auge
Hz.
Mund.
Mt.
Md
Art hyoid
Comm.
Car. int. ant
Art.thyr. mand.
Spr.
Hyom+Hyoid.
N.fac.
Na


Mx
Fig 4
Md
Car.post
f
Add.

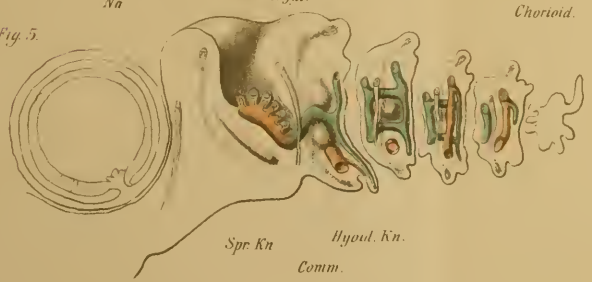


Fig 5.
Aug
Chorioid.
Spr. Kn
Hyoid. Kn.
Comm.

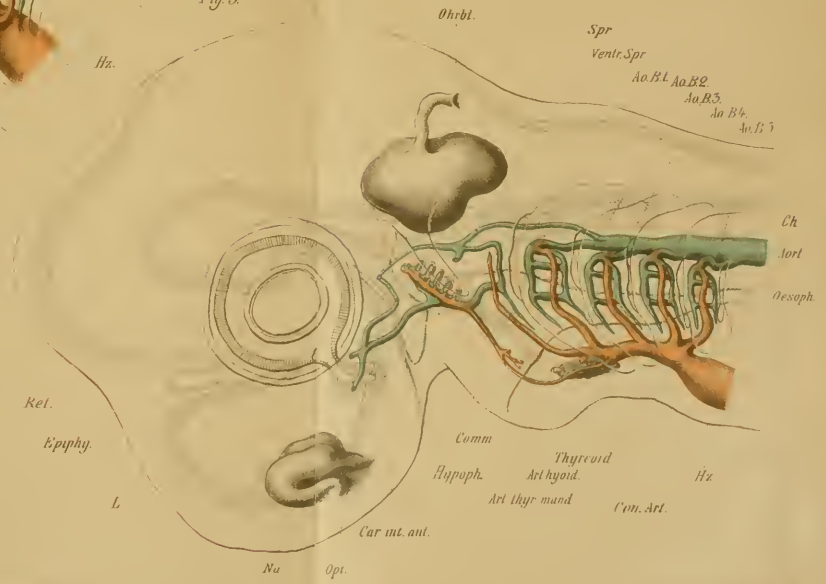
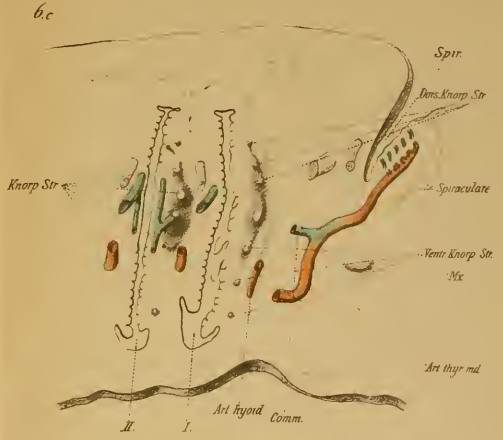
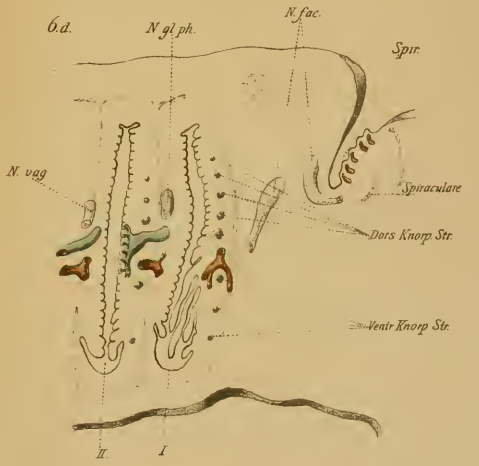


Fig 3.
Ohrbl.
Spr
Ventr.Spr
Ao.B1.
Ao.B2.
Ao.B3.
Ao.B4.
Ao.B5
Ch.
Aort
Oesoph.
Kel.
Epiphy.
L
Comm
Thyreoid
Hypoph.
Art.hyoid.
Hz
Art thyr. mand
Con. Art.
Car. int. ant.
Na
Opt.





Verl. v. Wilh. Engelmann Leipzig

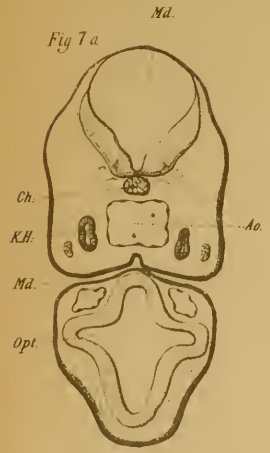


Fig. 7 a.
Md.
Ch.
KH.
Md.
Opt.
Ao.

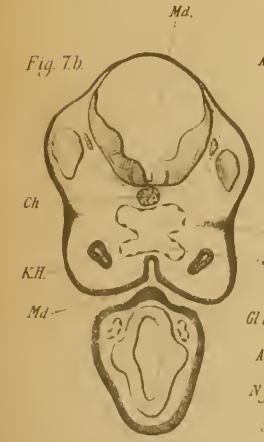


Fig. 7 b.
Md.
Ch
KH.
Md

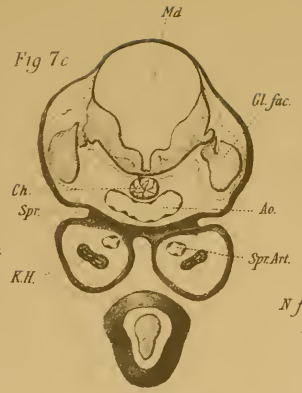


Fig. 7 c.
Md
Gl. fac.
Ch.
Spr.
Ao.
K.H.
Spr. Art.

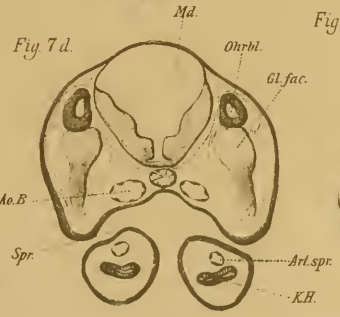


Fig. 7 d.
Md.
Ohrbl.
Gl. fac.
Ao. B
Spr.
Art. spr.
K.H.

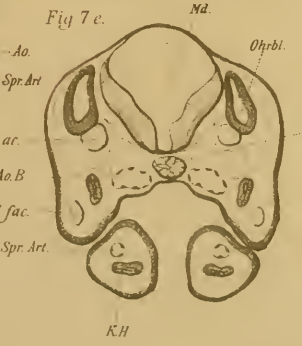


Fig. 7 e.
Md.
Ohrbl.
Ao.
Spr. Art
Gl. ac.
Ch.
Ao. B
N. fac.
Spr. Art.
K.H

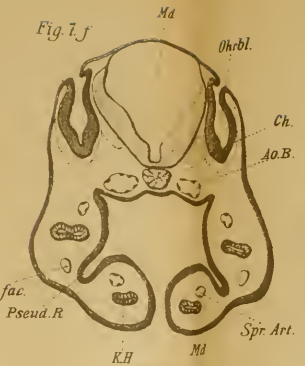


Fig. 7 f.
Md
Ohrbl.
Ch.
Ao. B.
N. fac.
Pseud. R.
Spr. Art.
K.H
Md

Fig. 7 g.
K. Sp. 1.
Pseud R.
K.H.
Hy. H.
Art. thyr. mand.

Fig. 7 h.
Md
Ngl. ph.
K.H. 3.
K. Sp. 1
Pseud. R.
Thyreoidea
KH.
Hy H.

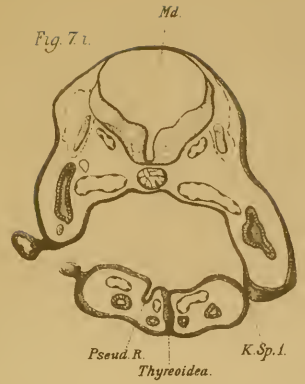
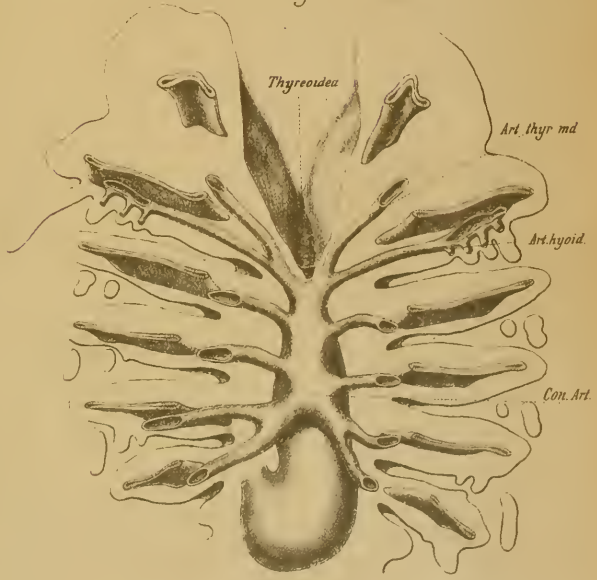
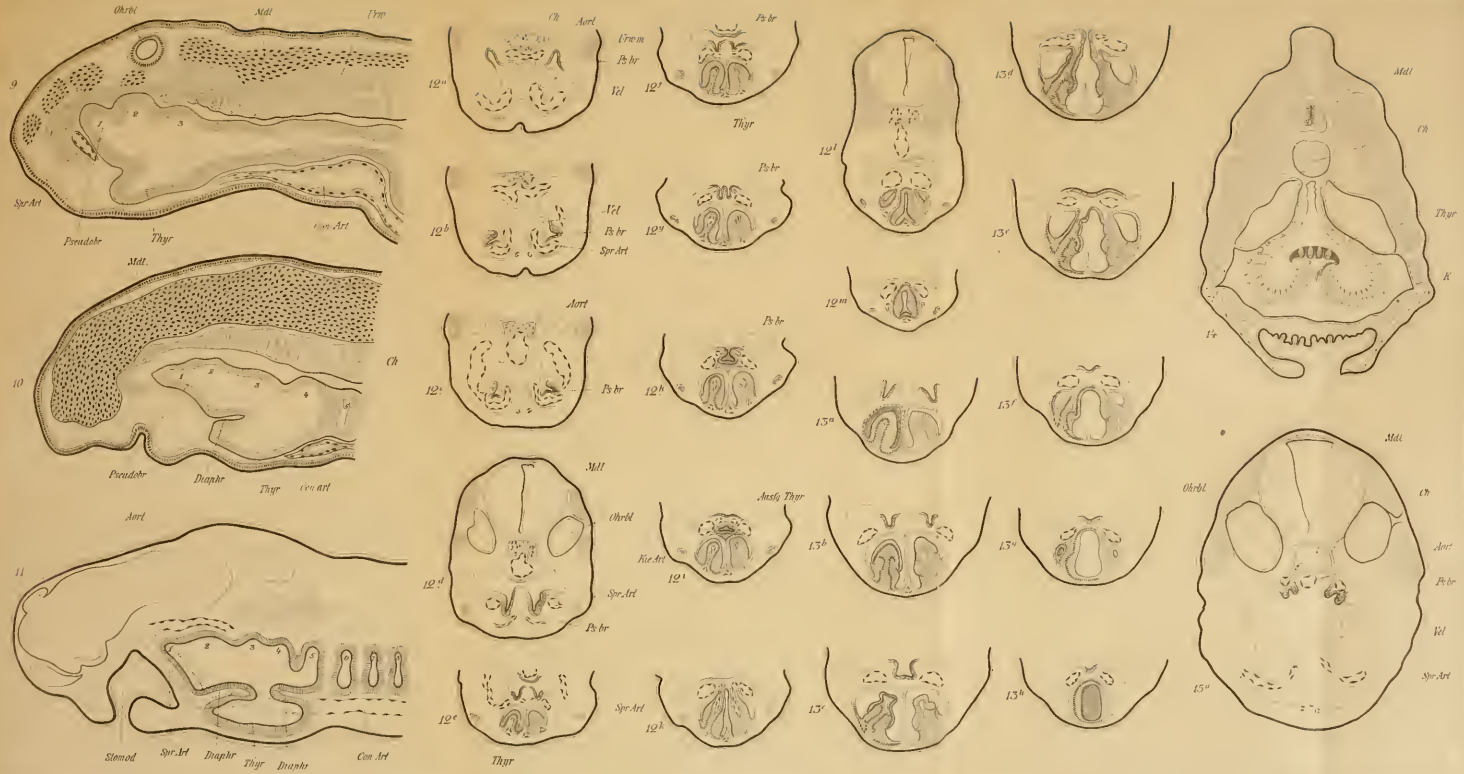


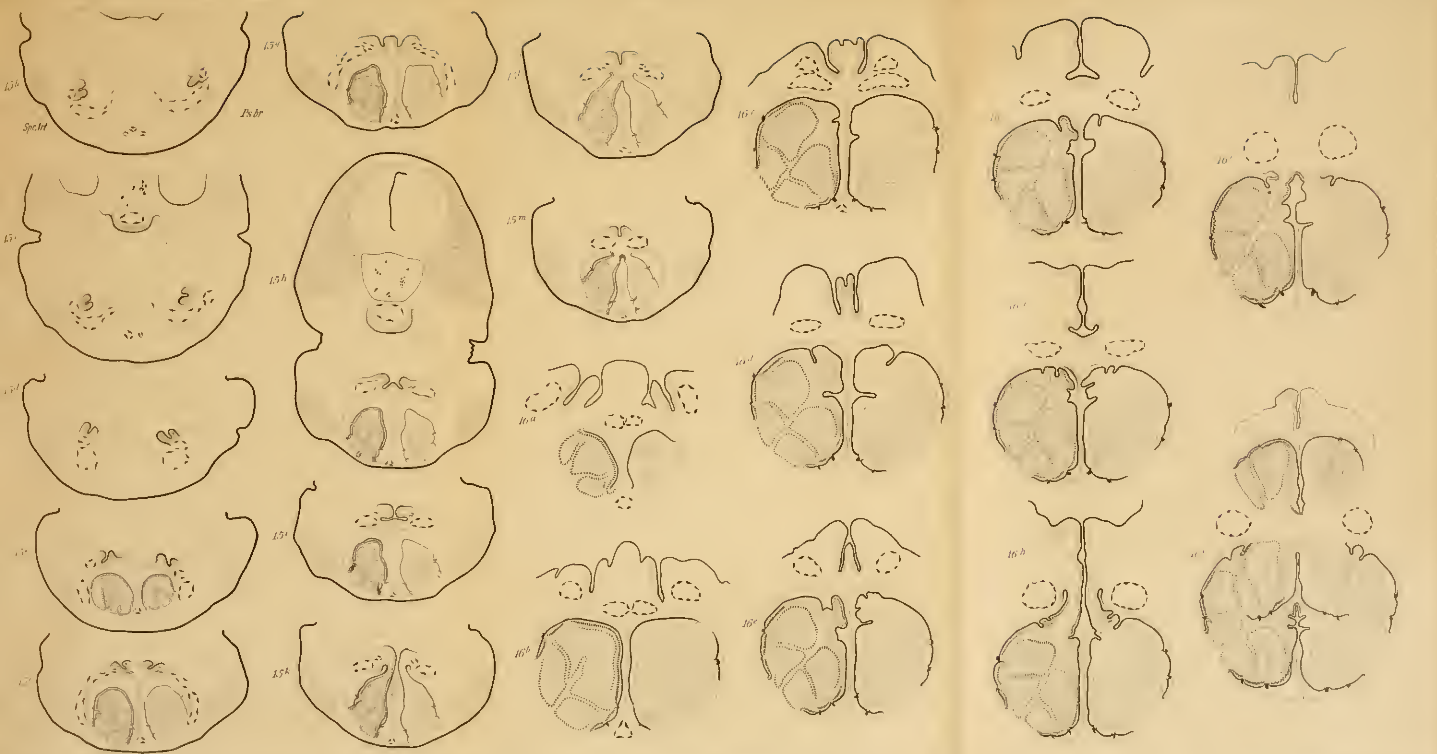
Fig. 7 i.
Md.
Pseud. R.
Thyreoidea.
K. Sp. 1.

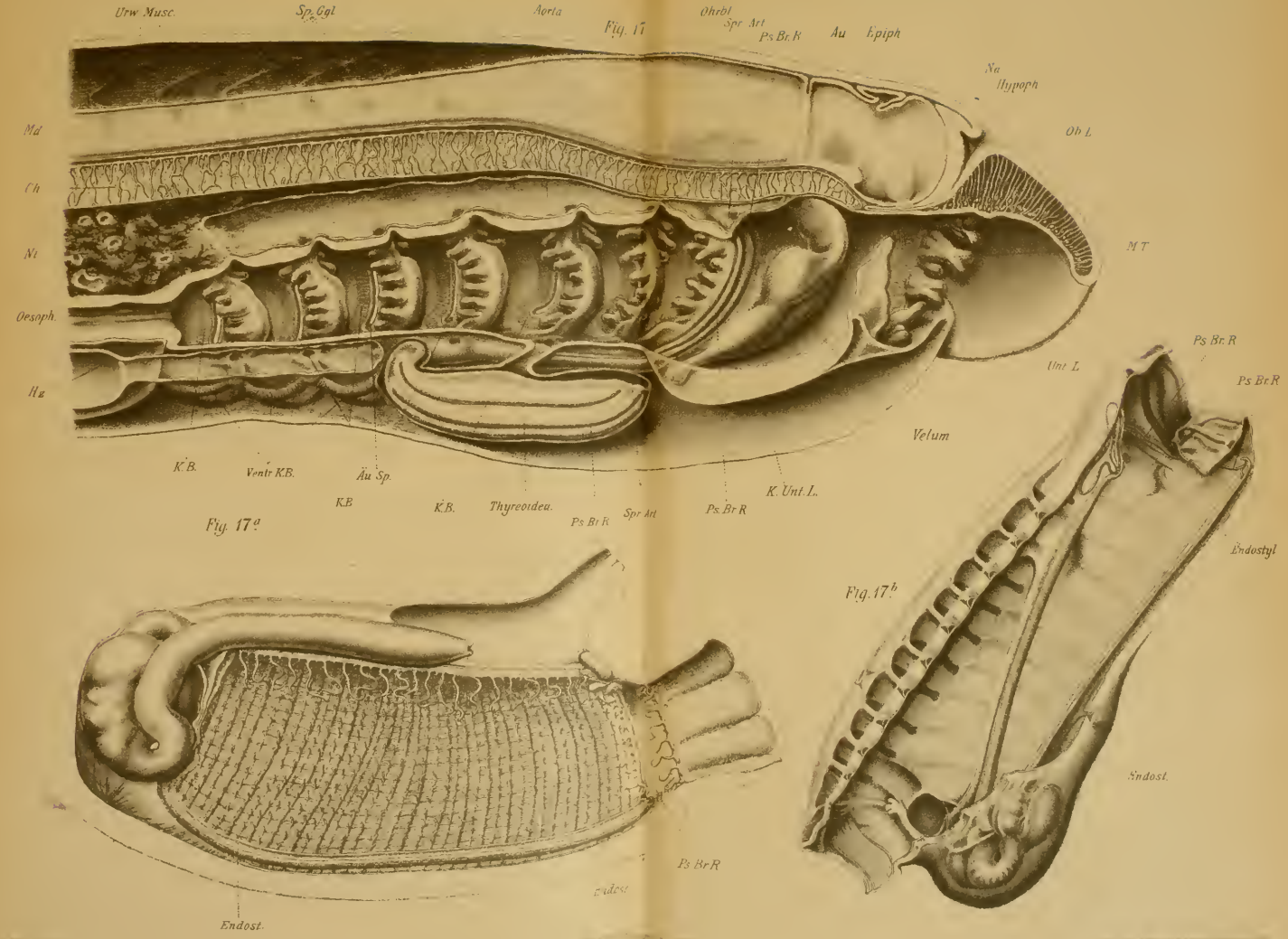
Fig. 7 k.
Md.
K. Sp. 2
Con. art.
Pericard.
K. Sp. 1.

Fig. 8.


Thyreoidea
Art. thyr. md
Art. hyoid.
Con. Art.


Ohrbl
Mdl
Urw
9
Spr Art
Pseudobr
Thyr
Con Art
Mdl.
10
Ch
Pseudobr
Diaphr
Thyr
Con art
Aort
11
Stomod
Spr Art
Diaphr
Thyr
Diaphr
Con Art
Ch
Aort
Urw m
Ps br
Vel
12a
12b
Vel
Ps br
Spr Art
Aort
12c
Ps br
Mdl
Ohrbl
12d
Spr Art
Ps br
12e
Thyr
Ps br
12f
Thyr
Ps br
12g
Ps br
12h
Ausfg Thyr
Kie Art
12i
Spr Art
12k
12l
12m
13a
13b
13c
13d
13e
13f
13g
13h
Mdl
Ch
Thyr
K
14
Mdl
Ohrbl
Ch
Aort
Ps br
Vel
Spr Art
15a


15^b
Spr.Art
Ps.br
15^g
15^h
15^i
15^k
15^l
15^m
16^a
16^b
16^c
16^d
16^e
16^h


Urw. Musc.
Sp. Ggl.
Aorta
Ohrbl.
Spr. Art.
Ps. Br. R.
Au.
Epiph.
Fig. 17
Na.
Hypoph.
Md.
Ch.
Nt.
Oesoph.
Hz.
Ob. L.
M. T.
Ps. Br. R.
Unt. L.
Ps. Br. R.
Velum
K. B.
Ventr. K. B.
Au. Sp.
K. B.
K. B.
Thyreoideu.
Ps. Br. R.
Spr. Art.
Ps. Br. R.
K. Unt. L.
Fig. 17a
Endostyl.
Fig. 17b
Endost.
Ps. Br. R.
Endost.
Endost.

18
Art
Thur
19
Art
Psbr
DrL
DL
K
K
23
DrZ
DrZ
20
Art
DrL
DrZ
Psbr
Art
DL
21
DrZ
FtZ
22
FtZ
DrZ
M
FtZ
24
DrZ
FtZ
DrZ
25
DrZ
FtZ
DrZ
26
DrZ
FtZ
DrZ
27
DrZ
FtZ
DrZ
28
DrZ
FtZ
29

Fig. 1.

Fig. 4.

Fig. 6.

Fig. 5.

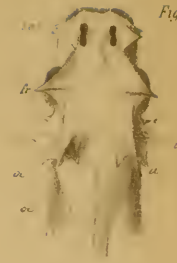


Fig 2

Fig. 3.

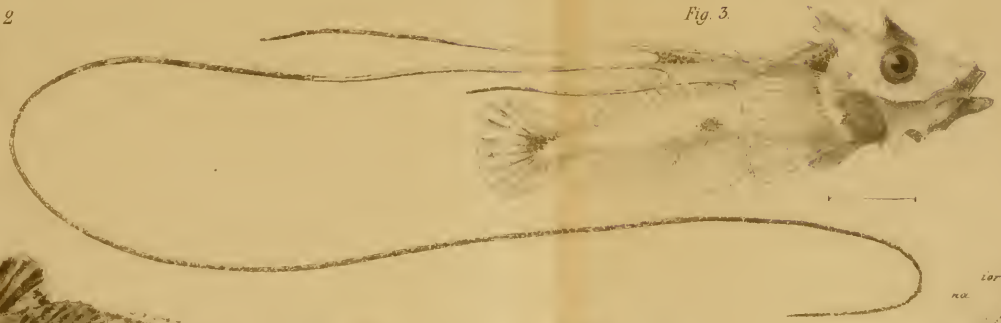


Fig 11

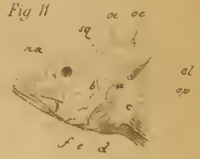


Fig. 13.

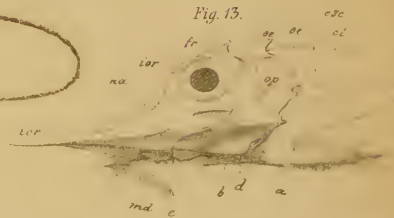


Fig 10.

Fig. 7.

Fig. 12.

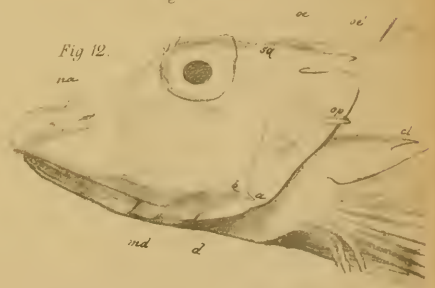


Fig. 9

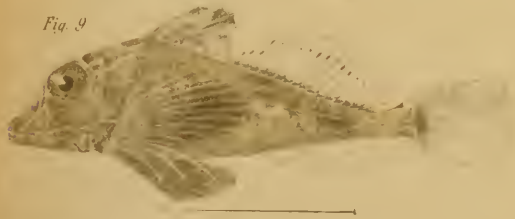


Fig. 8.

Fig. 14.

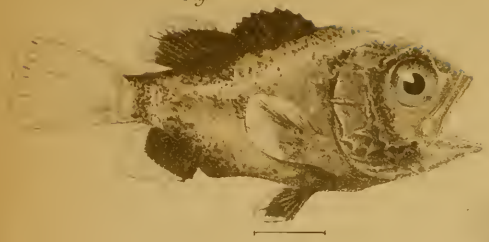


Fig. 17.

Fig. 22.

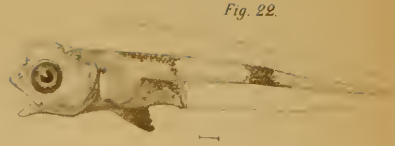


Fig. 18.

Fig. 24.

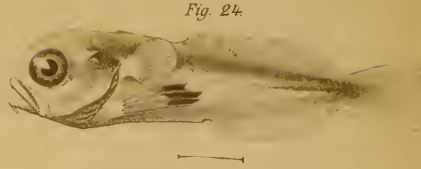


Fig. 15.

Fig. 20.

Fig. 19.

Fig. 25.

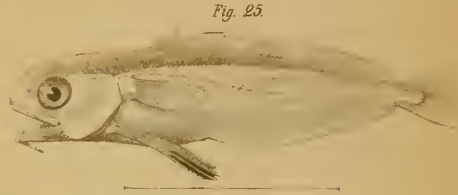


Fig. 23.

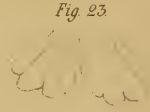


Fig. 16.

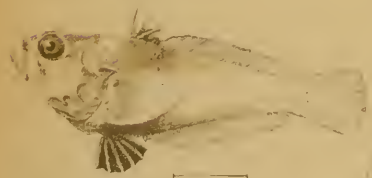
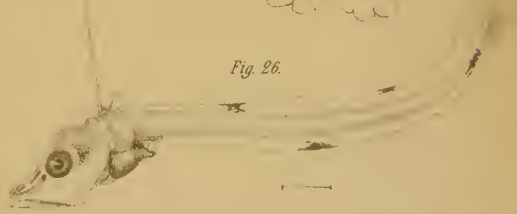
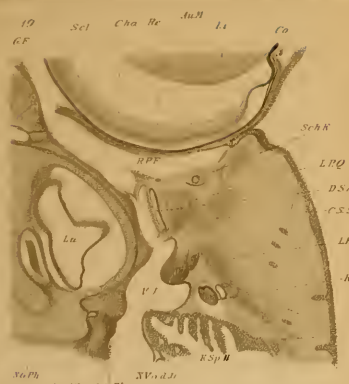
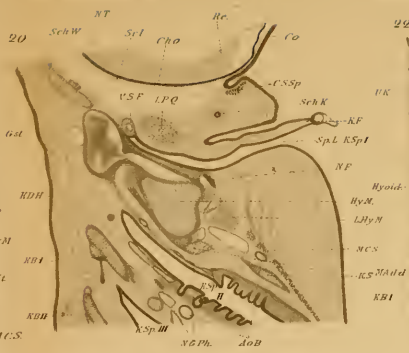


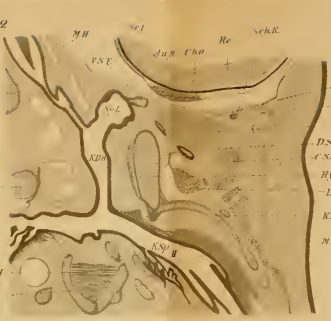
Fig. 21.

Fig. 26.

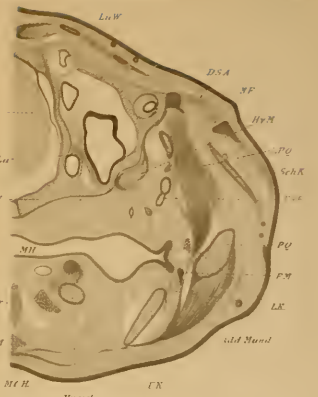


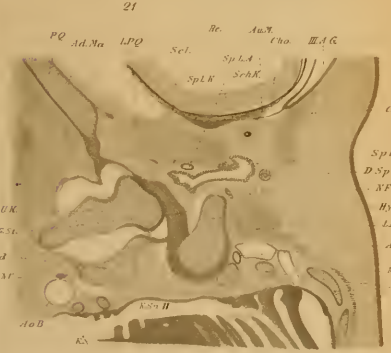

19
Sel
Cho
Re
AuM
La
Co
GF
SchK
RPF
LPQ
DSA
CSSp
LHyM
KSt
Lu
VI
KSp II
NGPh
LuW
GrPh
NV

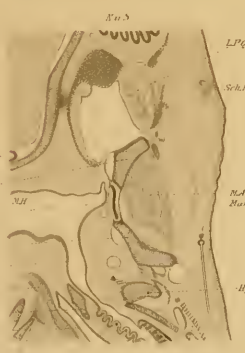

20
NT
SchW
Scl
Cho
Re
Co
CSSp
VSF
LPQ
SchK
KF
SpL
KSpI
NF
Hyoid
HyM
LHyM
MCS
KS
MAdd
KB1
Gst
KDH
KB1
KSp III
NGPh.
AoB


22
MH
Scl
Re
SchK
AuM
Cho
VSF
LuW
LPQ
DSA
CSSp
Hyom
LHyM
KSt
MCS
KDH
CSp II

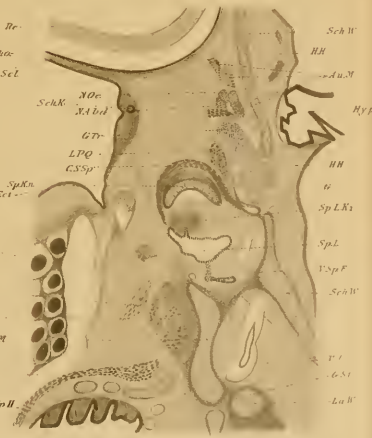
23
SchW
AuM
LPQ
PQ
Ect
GrSpK
NF
VSF
La.
Hyom
NGPh
NV
VI
MH
MB
AdM
VK
Ect
Hyoid
KSpII
MCS

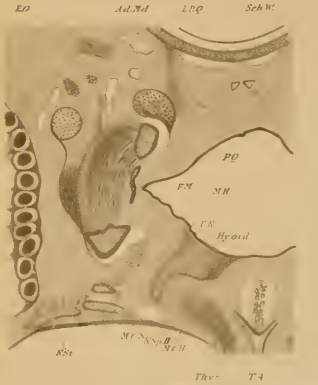

25
LuW
DSA
NF
HyM
PQ
SchK
G
La
SchW
MH
Thyr
FM
LK
NGM
Add Mand
Mt H
Hyoid
VK


21
PQ
Ad.Ma
LPQ
Re.
AuM.
Cho.
III A G.
Scl.
SpLA
SpLK
SchK
C.SSp
SpL
D.SpA.
NF
HyM.
LHyM
AoB.
MCS.
KSt
VK
GSt.
HyA
Nf
AoB
KSp II
Ks

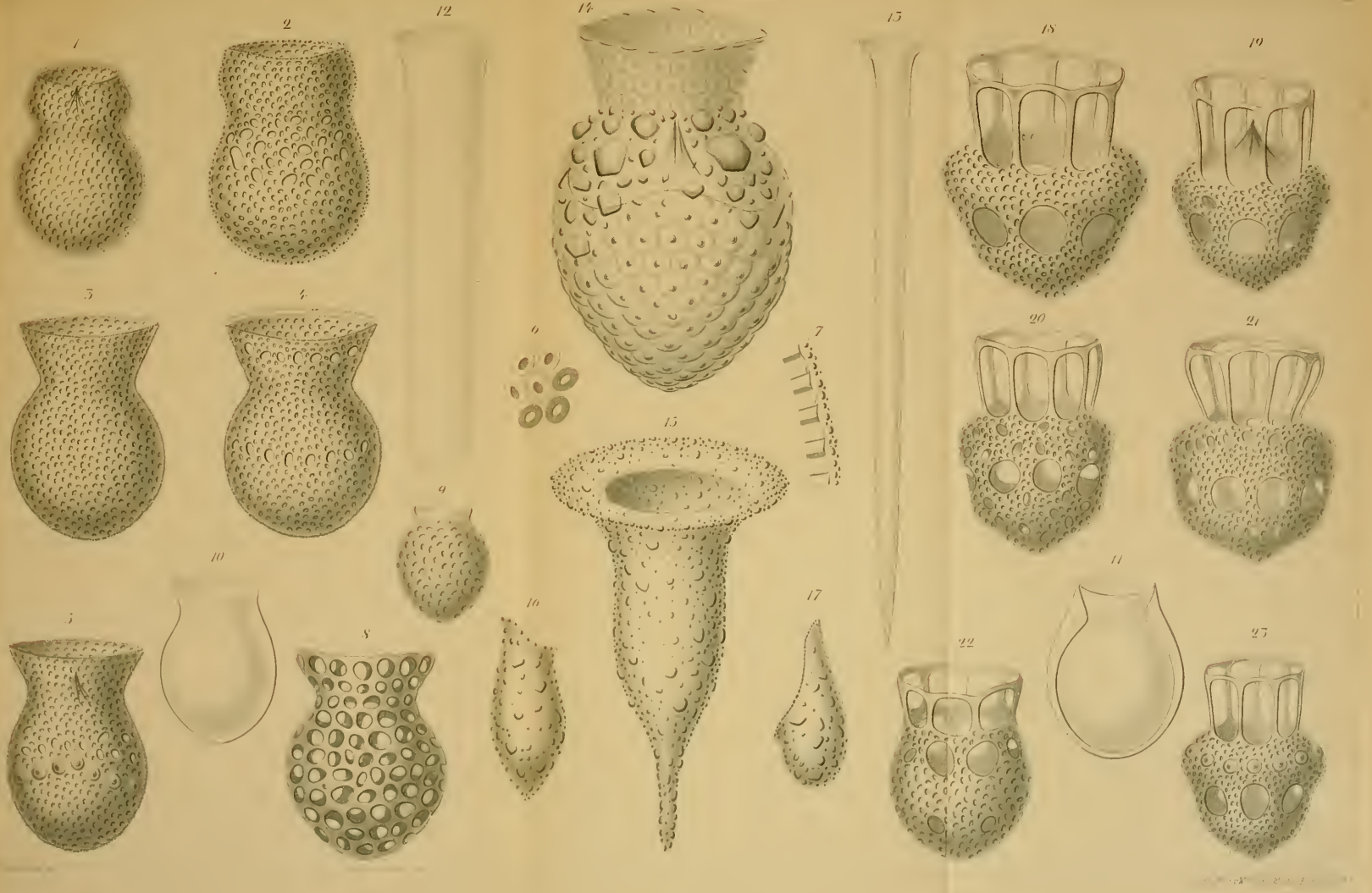

27
Ku.S
LPQ
SchK
G
SchW
Hyp
PQ
FM
MH
UK
HKSp
KB
KSt
IIIKSp
MAdd
Mand.
Hyoid
Cop
MCS

26
LPQ
SchK
D.SpA.
VI
SpL.
NF
SpLK1
SpLA
PQ
Hyoid
UK
AdM
LuW
La.
VSpF
Cu
LK
MH

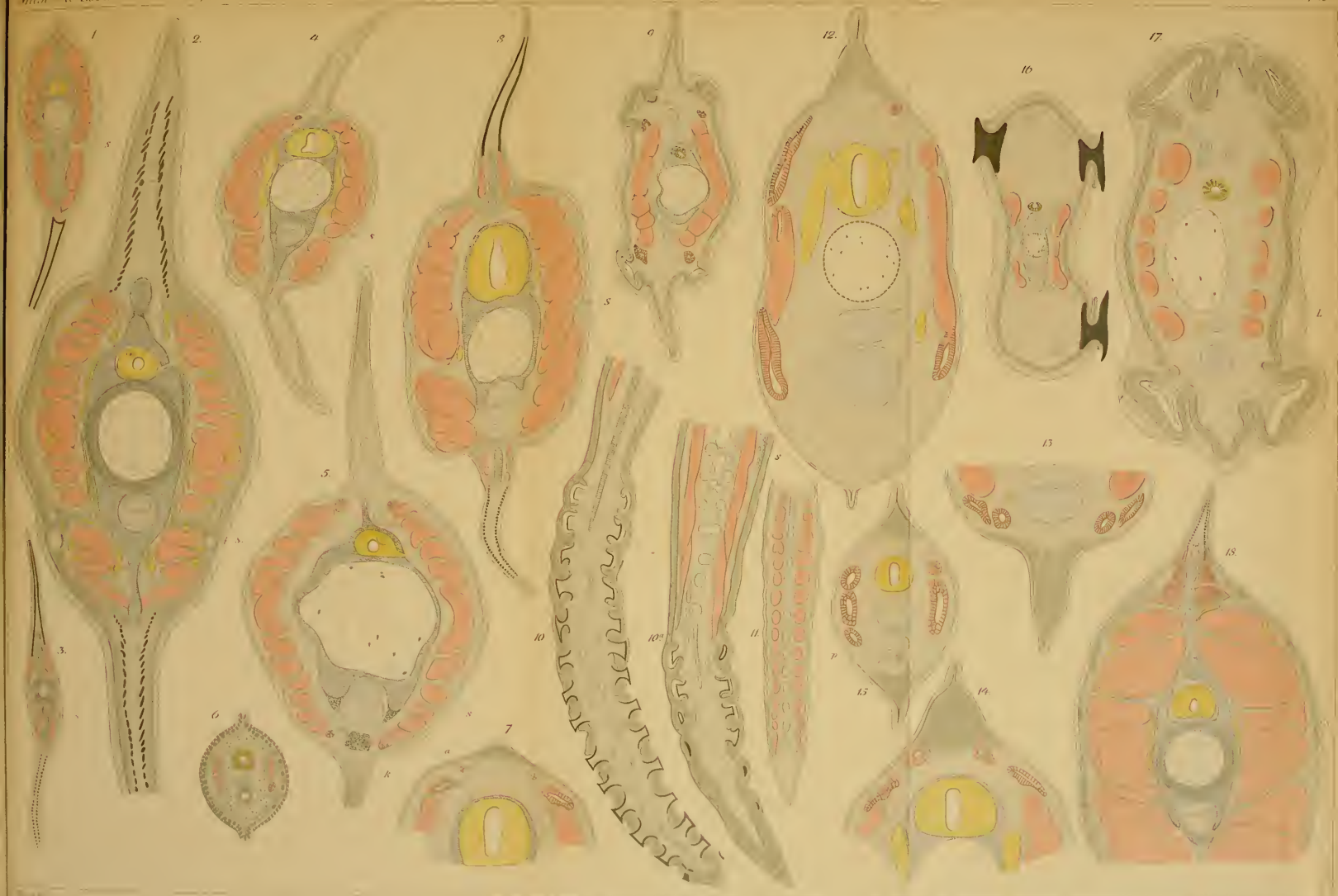

24
Re.
Cho.
Scl
SchK
NOc.
MAbd
GTr
LPQ
CSSp
SpKn.
Ect
EG
NF
LHyM.
HyM
MCS
KSpII
SchW
HH
AuM
Hyp
G
SpLK1
SpL
VSpF
VI
GSt
LuW

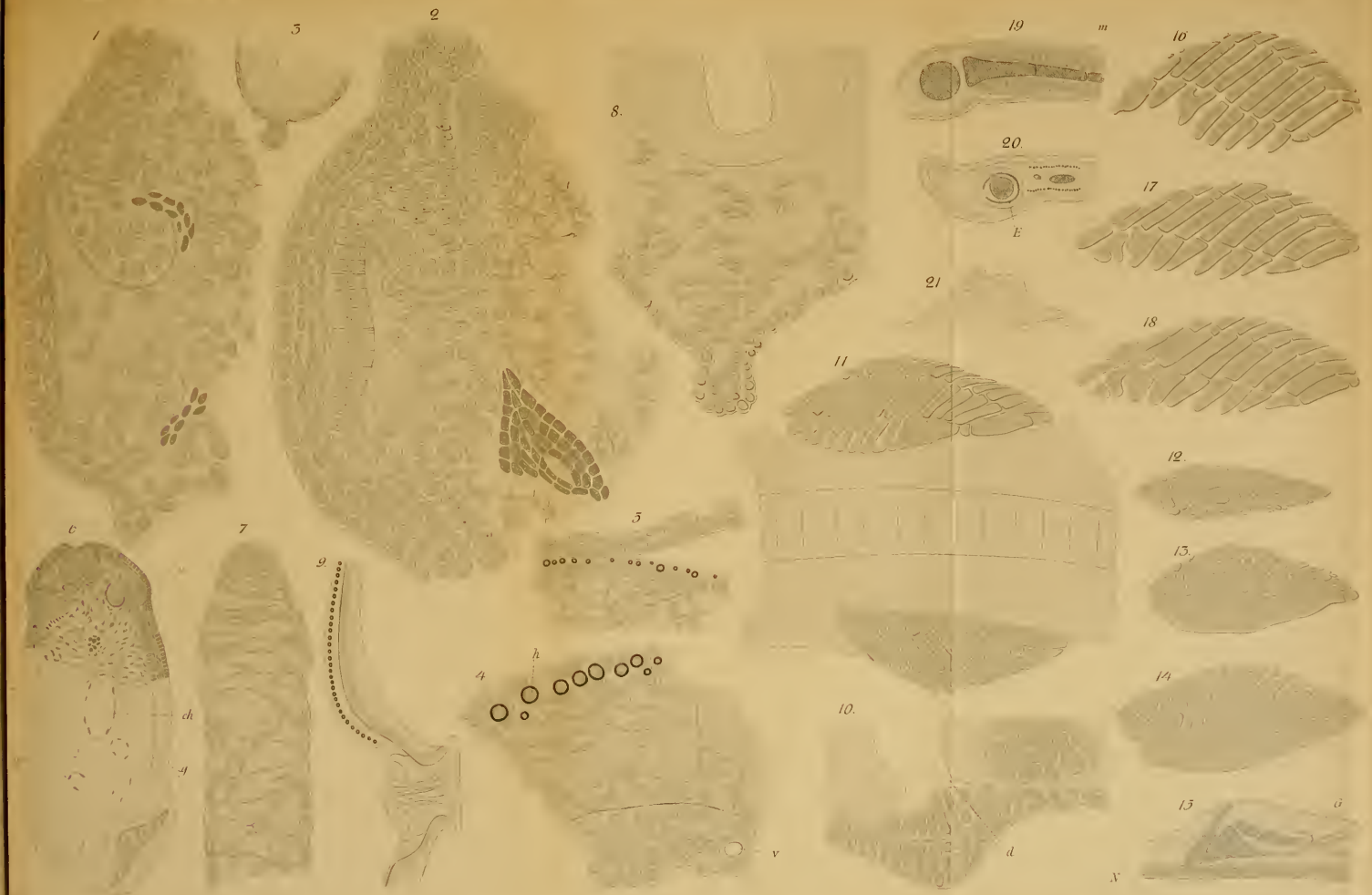

28
ED
Ad.Md
LPQ
SchW
PQ
FM
MH
VK
Hyoid
Mt S
KSpII
Mt H
NSt
Thyr
T4

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16


1
2
12
14
13
18
19
3
4
6
7
20
21
9
15
10
11
5
8
16
17
22
23

1.
2.
3.
6
4
5.
11
m
m
10.
12
17
V
13
14
15.
L
18
V
7
7a
8
10.
9.


1
2.
3.
4
5.
6
7
8
9
10
10a
11
12.
13
14
15
16
17.
18.


1
3
2
8.
19
m
16
20.
E
17
21
18
11
12.
5
13.
6
7
9.
h
4
14
ch
g
10.
15
G
v
d
N

Lith. Anst. v. Richter & C. Neapel

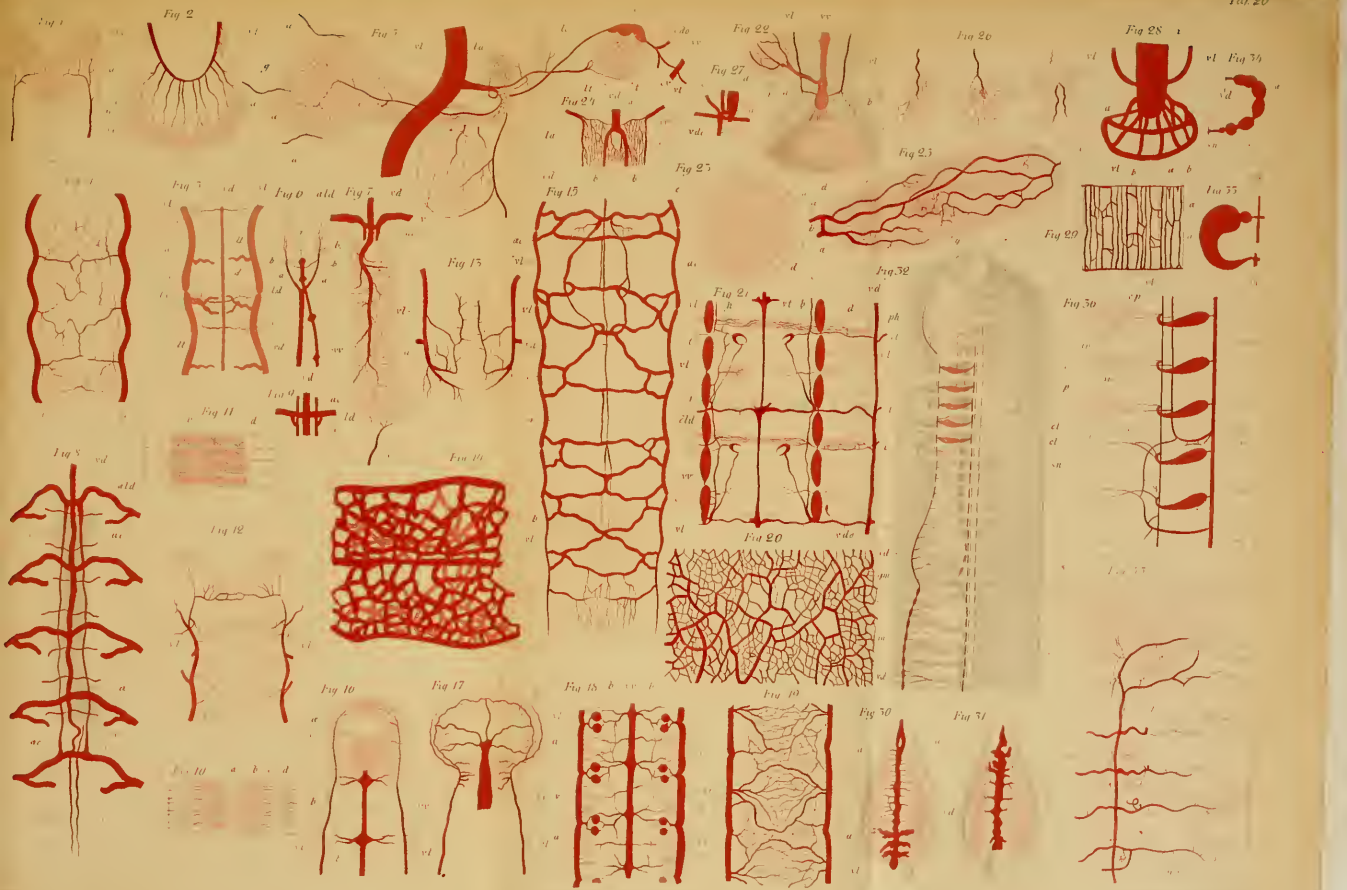
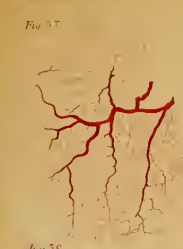
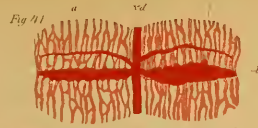
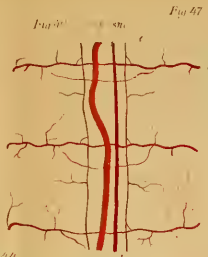
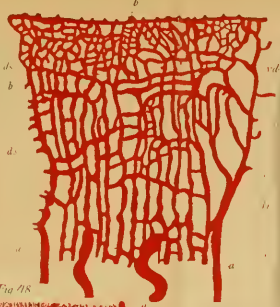


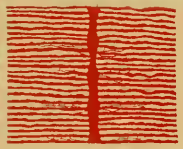
Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19
Fig. 20
Fig. 21
Fig. 22
Fig. 23
Fig. 24
Fig. 25
Fig. 26
Fig. 27
Fig. 28
Fig. 29
Fig. 30
Fig. 31
Fig. 32
Fig. 33
Fig. 34
Fig. 35
Fig. 36
Fig. 37

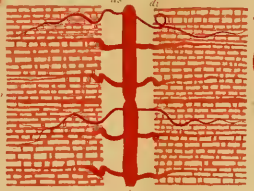


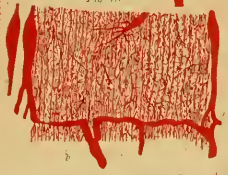












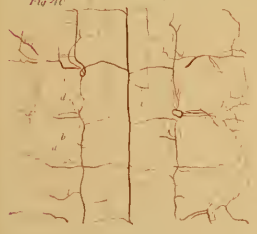
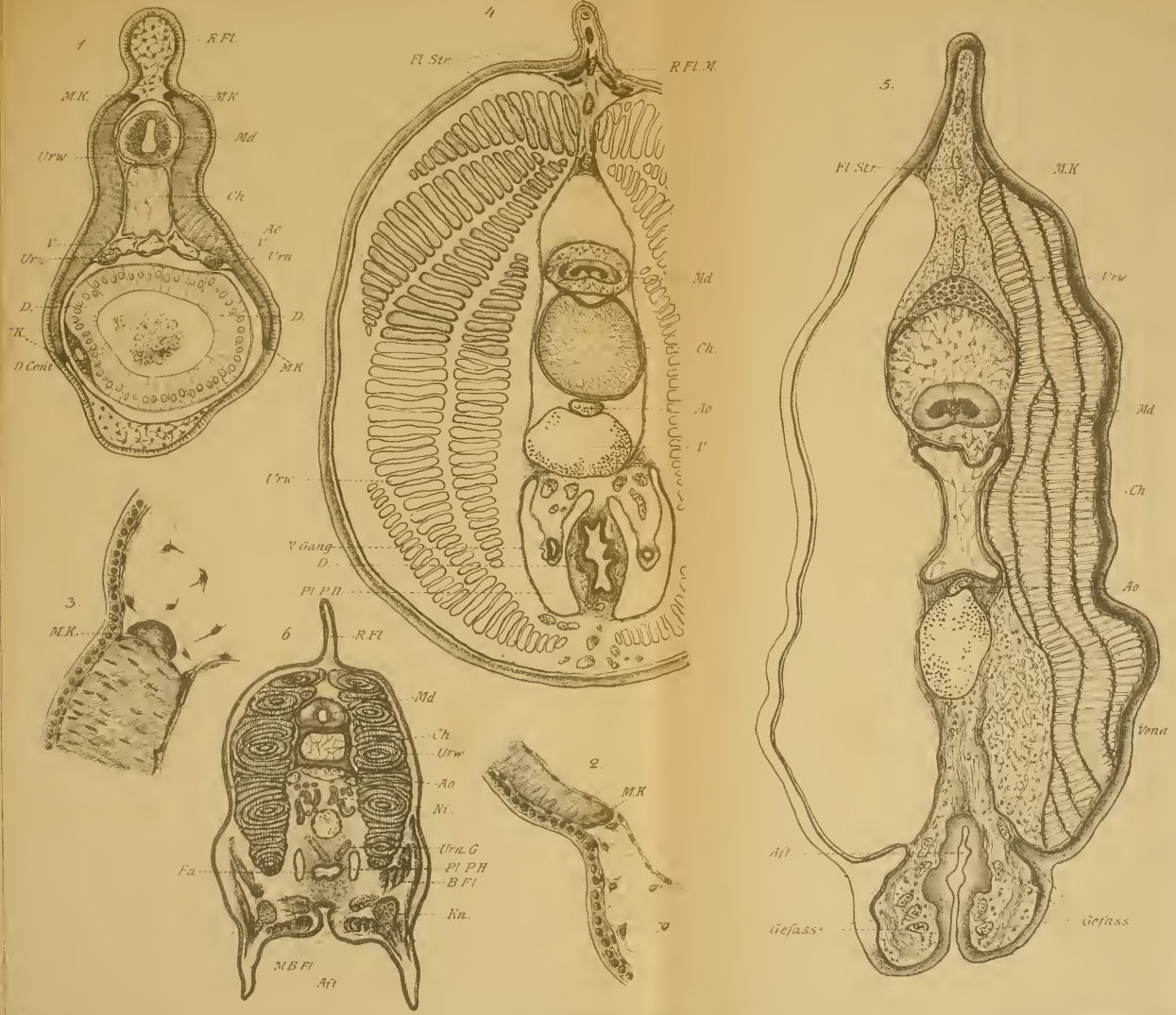
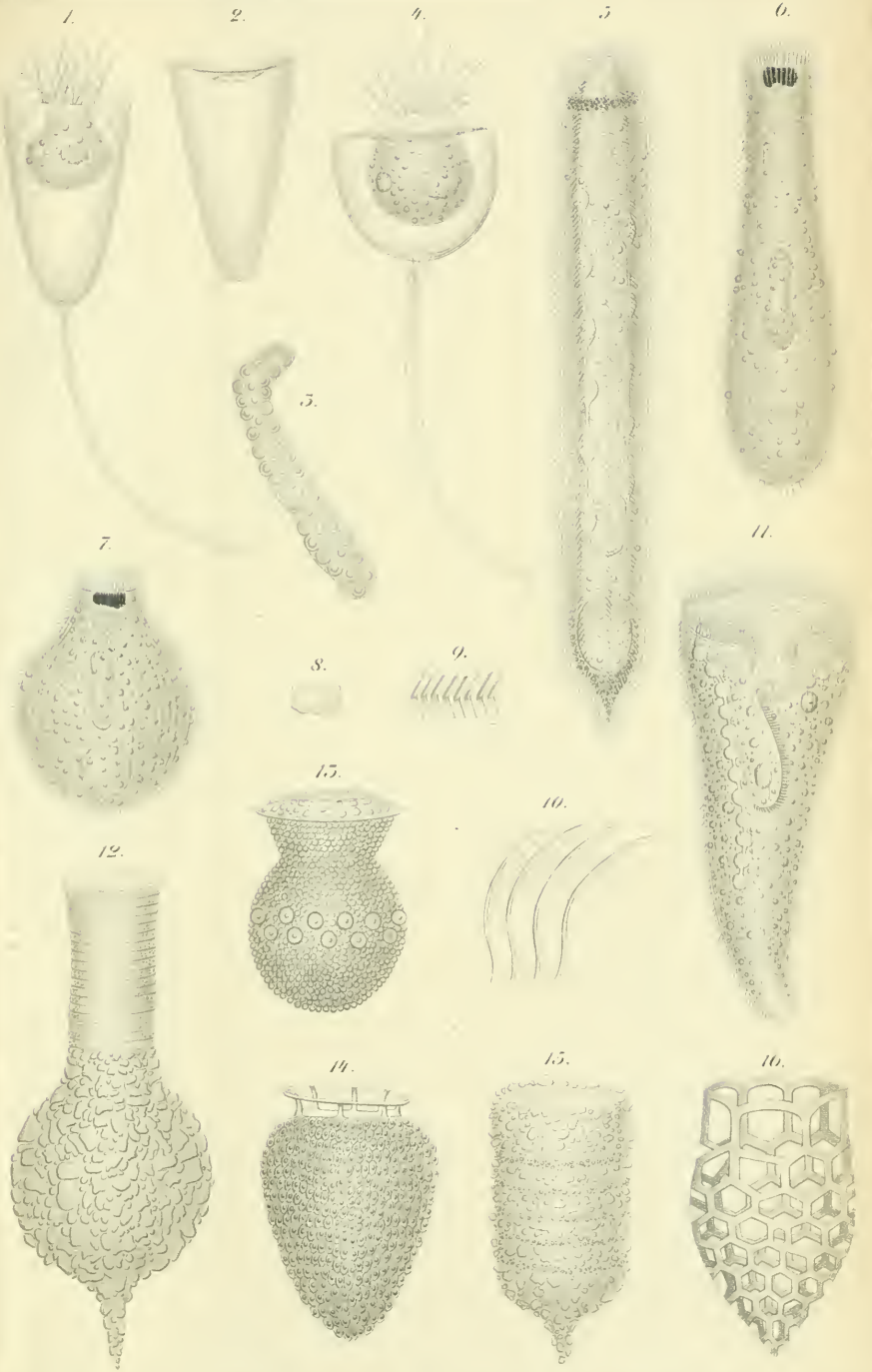
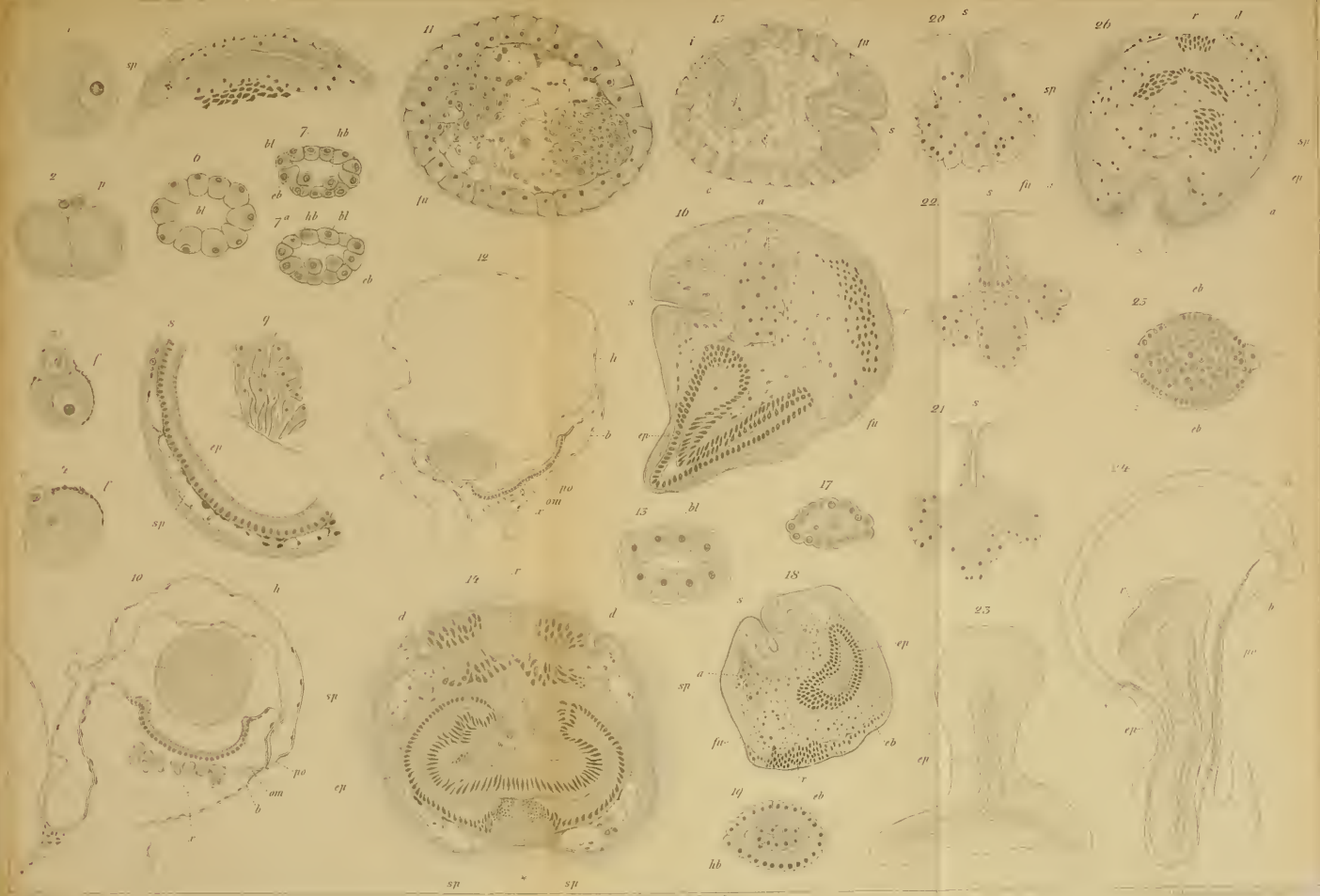


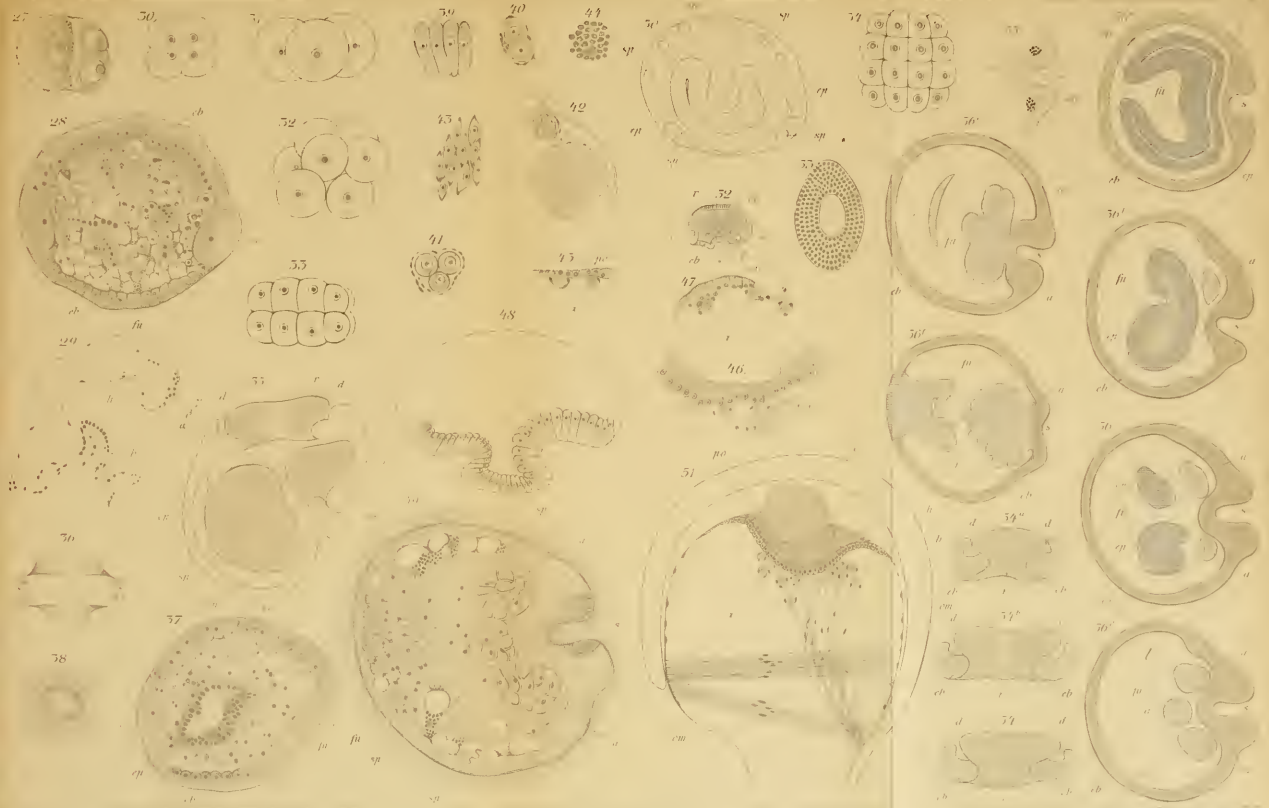
Fig 96
Fig 64
Fig 66
Fig 69
Fig 71
Fig 73
Fig 79
Fig 74
Fig 68
Fig 67
Fig 70
Fig 72
Fig 77
Fig 82
Fig 90
Fig 94
Fig 95
Fig 87
Fig 88
Fig 83
Fig 80
Fig 75
Fig 65

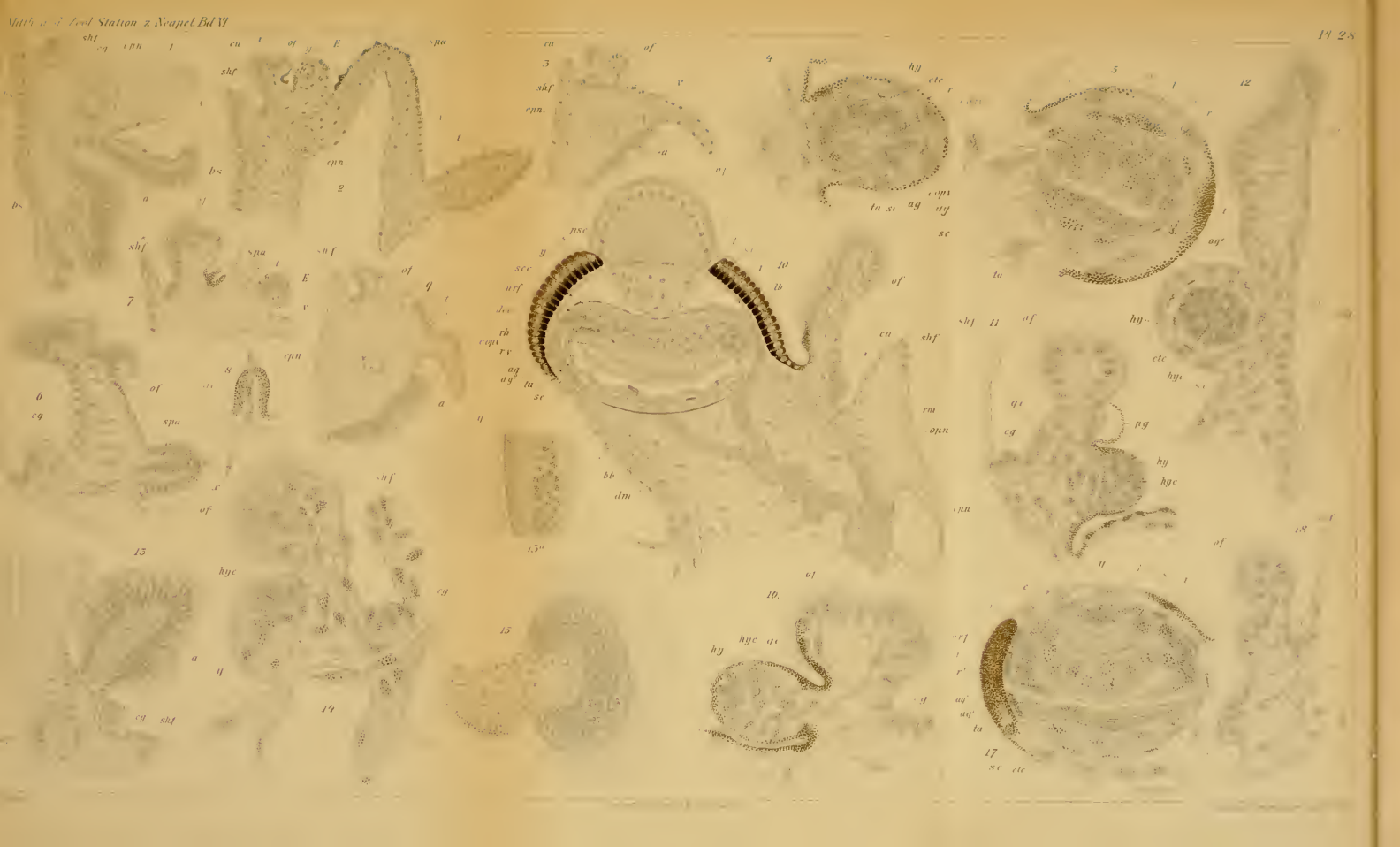

1
R.Fl.
M.K.
M.K
Md
Urw
Ch
Ac
V
Urn
D.
K.
D Cent
4
Fl. Str.
R.Fl.M.
Md
Ch.
Ao
V
Urw
V. Gang
D.
Pl.P.H.
5.
Fl. Str.
M.K
Urw
Md
Ch
Ao
Vena
Art
Gefass
3.
M.K.
6
R.Fl
Md
Ch
Urw
Ao
Ni.
Urn.G
Pl.P.H
B.Fl
Kn.
Fa
M.B.Fl
Art
2.
M.K

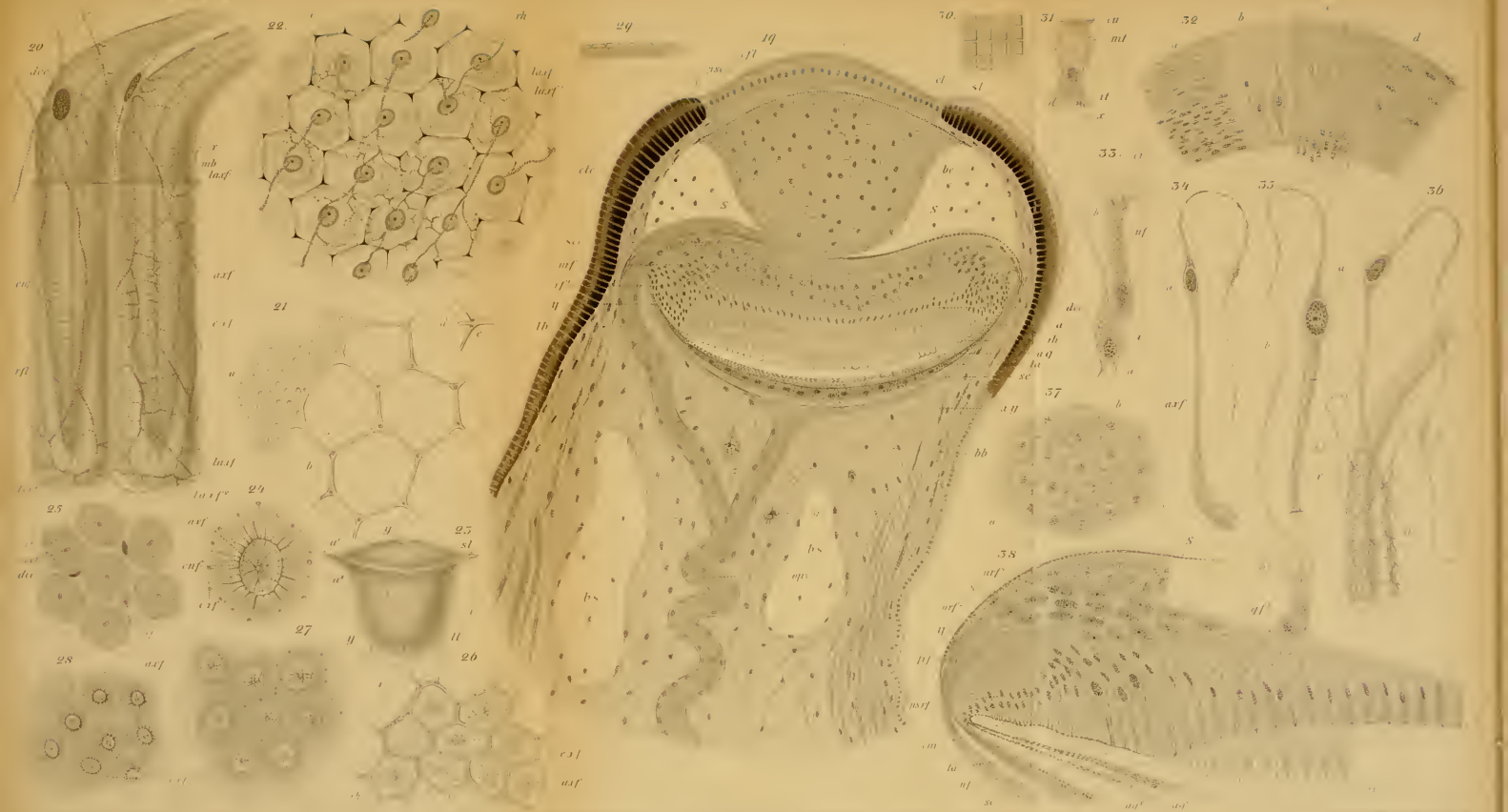
7a
8
R Fl M
Fl Str
N G
Raum
Ch
Ao
V
Ly R
Crw
Pl PH
Beck M
Aft

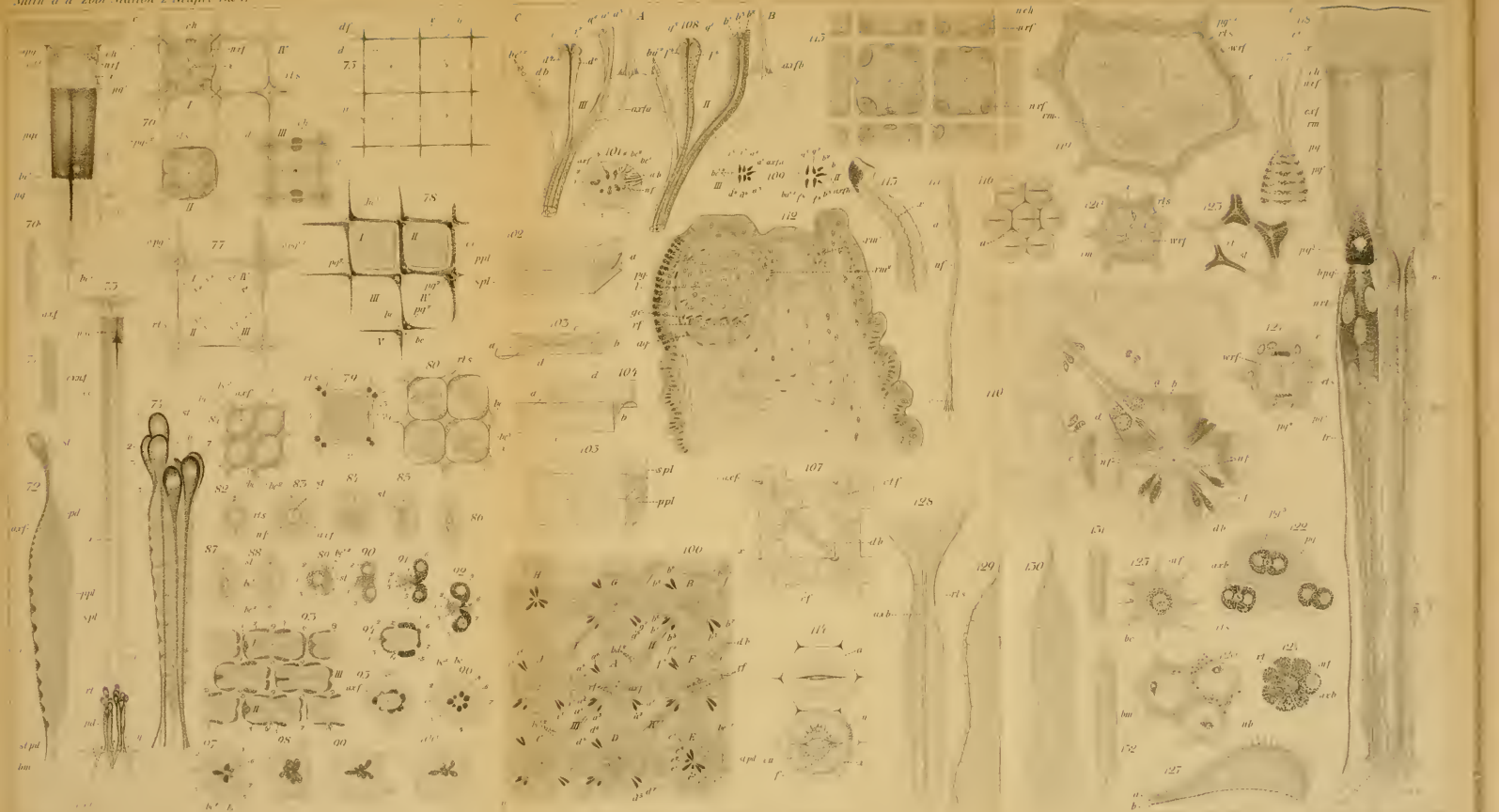

1.
2.
4.
5.
6.
3.
7.
8.
9.
11.
12.
13.
10.
14.
15.
16.

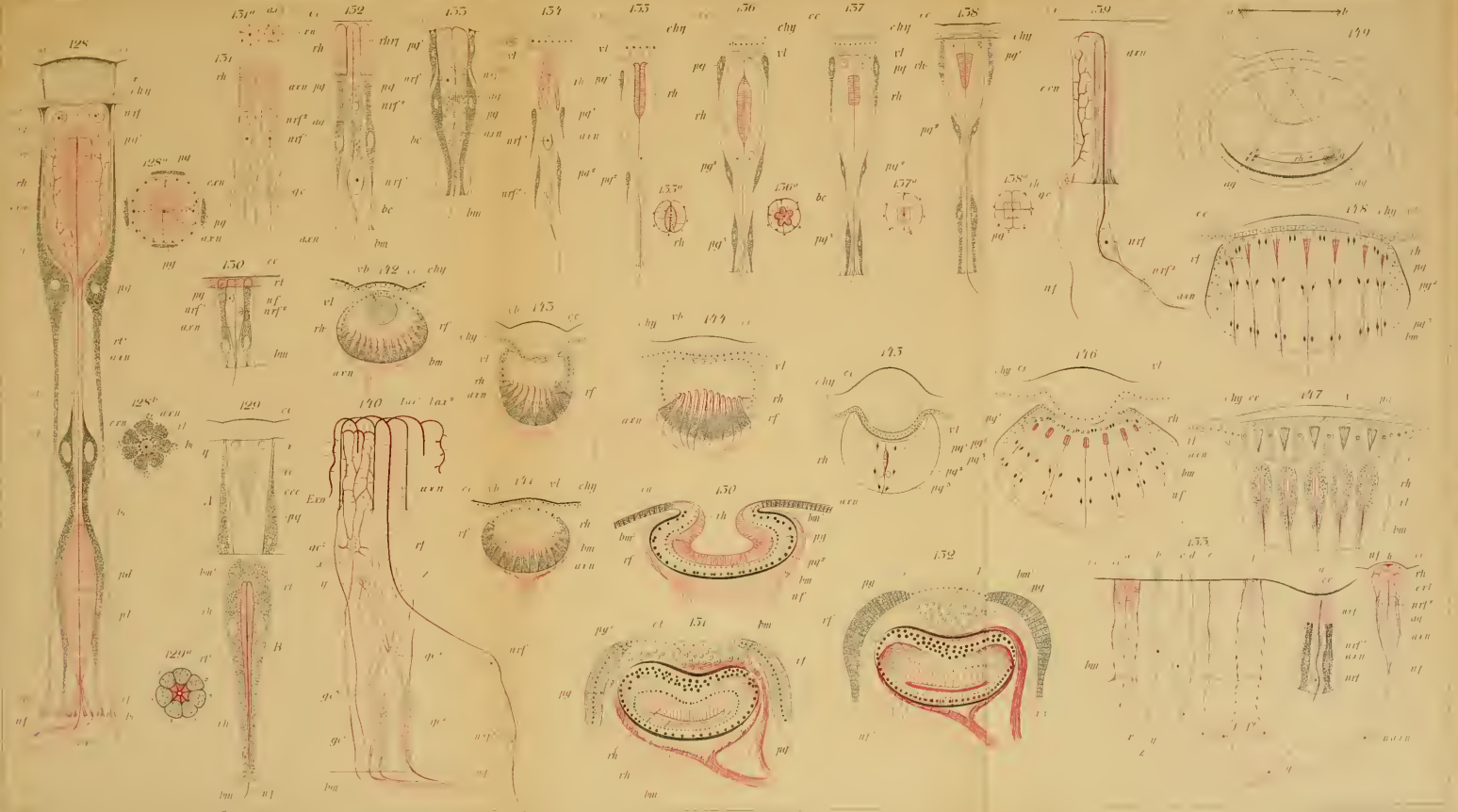


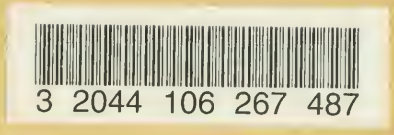





20
22.
29
30.
31
32
33.
34
35
36
37
38
21
24
25
27
28
26
ect
ent
bl
bsf
lasf
lasf'
mb
asf
exf
inf
inf'
ep
ep'
ep''
sl
ll
ms
mf
mf'
ty
th
bc
s
bs
ba
ba'
ba''
ba'''
ba''''
ba'''''
ba''''''
ba'''''''
ba''''''''
ba'''''''''
ba''''''''''
ba'''''''''''
ba''''''''''''
ba'''''''''''''
ba''''''''''''''
ba'''''''''''''''
ba''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''
ba''''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''''
ba''''''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''''''
ba''''''''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''''''''
ba''''''''''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''''''''''
ba''''''''''''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''''''''''''
ba''''''''''''''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''''''''''''''
ba''''''''''''''''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''''''''''''''''
ba''''''''''''''''''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''''''''''''''''''
ba''''''''''''''''''''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''''''''''''''''''''
ba''''''''''''''''''''''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''''''''''''''''''''''
ba''''''''''''''''''''''''''''''''''''''
ba'''''''''''''''''''''''''''''''''''''''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''
ba''
ba'''''''''''''''''''''''''''''''''''''''






3 2044 106 267 487

Date Due

FEB 78